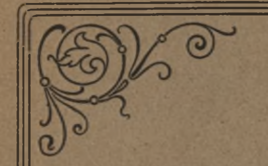


Dr. H. G. BRONN'S
Klassen und Ordnungen
des
TIER-REICHS,

wissenschaftlich dargestellt

in Wort und Bild.

Dritter Band. Supplement.

Tunicata (Manteltiere).

Begonnen von

Prof. Dr. Osw. Seeliger.

Zweite Abteilung.

Fortgesetzt von

Dr. G. Neumann
in Dresden.

Mit auf Stein gezeichneten Abbildungen.

8. u. 9. Lieferung.

Leipzig.
C. F. Winter'sche Verlagshandlung.
1911.





achtungen dieses Forschers und Seeligers dem Follikel. Während aber Salensky mit großer Zähigkeit an der Ansicht festgehalten hat, daß sie nach einer eigenartigen Umbildung beim Aufbau des Embryos hervorragend beteiligt sind, widersprechen andere Forscher, u. a. Seeliger und Korotneff (1905), dieser Auffassung entschieden und nennen diese Zellen in Übereinstimmung mit den übrigen Tunicaten Testazellen.

Ferner ist nach den Untersuchungen Korotneffs das befruchtete Ei ringsum mit einer Dottermembran umkleidet (vgl. Taf. VIII, Fig. 8 *Dt. m*). Wahrscheinlich sind dahin die Angaben Seeligers und Salenskys zu berichtigen, daß das Ei auch an der Seite mit Zellen, bzw. mit einer kappenartigen Deckschicht, wie Salensky sagt, überzogen sei, wo es an das Kanallumen des trichterförmig erweiterten Ovidukts grenzt. Es muß also das Spermatozoon diese Hülle bei der Befruchtung durchbohren.

Follikel und Eileiter besitzen einschichtige Wandungen, und zwar ursprünglich von ganz gleichgestalteten, nahezu kubischen Zellen. Später flachen sich die Follikelzellen bedeutend ab.

Der Eileiter kann in zwei Abschnitte, in den basalen, trichterförmig erweiterten und in den röhrenförmigen Ausführgang gegliedert werden, der das Cloakenepithel durchsetzend in die Cloake mündet. Die einschichtige Wandung kubischer Zellen geht an dem einen Ende in das Follikel, am anderen allmählich in das an dieser Stelle meist verdickte Cloakenepithel über. Da der basale, trichterförmige Abschnitt des Eileiters schon auf frühen Entwicklungsstadien des Eies mit einer Anzahl entwickelter Spermatozoen besetzt ist, hat Salensky (1891) diesen Abschnitt hinsichtlich seines physiologischen Wertes nicht mit Unrecht als ein Receptaculum seminis bezeichnet. Das distale Ende des Ovidukts, der eigentliche Ausführgang, ist nach den Untersuchungen Salenskys und Seeligers nur in jüngeren Stadien eine Röhre. „Während das Ei reift, verwandelt er sich, nachdem einmal die Spermatozoen in das Receptaculum gelangt sind, in einen soliden Strang", womit also die Begattung auf eine bestimmte Zeit beschränkt erscheint.

Die gewaltige Vergrößerung des sich furchenden Eies während der Embryonalentwicklung bringt es mit sich, daß zunächst die Follikelwand stark erweitert und sowohl in die primäre Leibeshöhle hinein, als auch besonders gegen die ventrale äußere Cloakenwand getrieben wird. Das zarte Epithel der letzteren kann der starken Dehnung dauernd nicht standhalten und platzt. Dadurch gelangt der Embryo aus der Leibeshöhle bei einigen Formen in die Cloake (z. B. bei *P. giganteum, atlanticum, operculatum*), oder er schiebt sich bei anderen von hinten her in den rechten Peribranchialraum vor (*P. aherniosum, verticillatum*), wo er seine Weiterentwicklung durchmacht. Ob das eine oder das andere eintritt, hängt wohl einerseits von der Geräumigkeit der Cloake und andererseits von der Lage des Ovars ab. Bei den erstgenannten 3 Arten (*P. giganteum, atlanticum* und *operculatum*) ist die Cloake verhältnismäßig

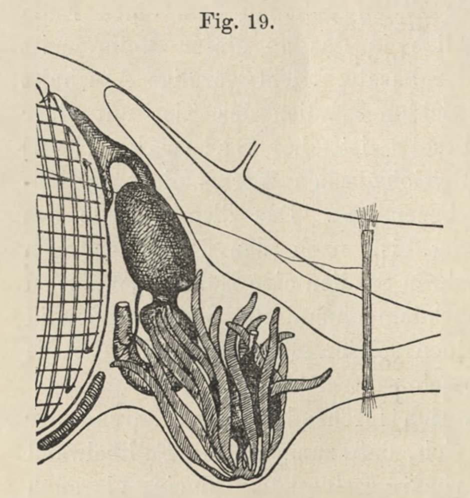
groß und lang ausgezogen, und die Geschlechtsorgane rücken vielleicht infolgedessen etwas weiter nach hinten, als bei den Formen mit kurzer, wenig geräumiger Cloake, zu denen *P. aherniosum* und ganz besonders *P. verticillatum* gehören (vgl. oben S. 87). Da nun das Ovar stets etwas rechts seitlich neben dem Hoden Platz findet, ist es auch verständlich, daß gerade nur der rechte Peribranchialraum bei diesen Arten in Betracht kommt.

Durch die Entwicklung der um das Cyathozooid gescharten 4 Primärascidiozooide erhält der „Embryo" schließlich eine so bedeutende Größe, daß er besonders in Arten des letzteren Typus unter teilweiser Deformation des Körpers die Kiemenblätter samt Darmtraktus bis an die linke Körperwand drängt. Unter gewaltiger Erweiterung der Cloake und Egestionsöffnung wird die junge „Viererkolonie" dann zunächt in die gemeinsame Stockhöhle geboren und schließlich mit dem Atemwasser ausgestoßen.

2. Der Hoden.

Der Hoden erscheint im Gegensatz zum Ovarium schon äußerlich betrachtet in eine Anzahl finger- oder tentakelförmiger Abschnitte, die sogenannten Hodenläppchen, geteilt. An ihrem ventralen Ende treten sie alle durch kurze Vasa efferentia zu einem gemeinsamen Rohr, dem Samenleiter, zusammen, der sich zunächst ampullenförmig erweitert und dann als feiner Kanal von etwa **S**-förmiger Krümmung links hinter dem Ovidukt in die Cloake mündet (Textfig. 19).

Fig. 19.



P. operculatum. Darmtraktus und Geschlechtsorgane. Man sieht nur den Hoden mit seinen Hodenläppchen und den in seiner Mitte ampullenförmig erweiterten Samenleiter.

Die Anordnung, Gestalt, Länge und Zahl der Hodenläppchen wechselt natürlich bei den verschiedenen Arten.

Bald sind sie geradegestreckt, fingerförmig und dann knospenartig dicht zusammengeneigt (*P. giganteum*, *atlanticum*, *triangulum*, *aherniosum*), bald mehr tentakelförmig, schlank und geschwungen und dann meist locker und dorsal zu divergierend (*P. verticillatum*, *operculum*, *ovatum*); sie erreichen fast stets die Enddarmschleife oder umhüllen diese sogar nahezu vollständig (*P. aherniosum*, *verticillatum*), auch wenn der Hoden in einer bruchsackartigen Ausstülpung der Leibeshöhle liegt (*P. operculatum*).

Was die Zahl der Hodenläppchen anlangt, so ist sie für jede Art innerhalb gewisser Grenzen konstant und kann deshalb als systematisches

Merkmal verwertet werden. Man zählt meist etwa 12—15 (bei *P. atlanticum*, *giganteum*, *aherniosum*, *verticillatum*, *triangulum*, *operculatum*), aber auch etwa 30 (bei *P. ovatum*) und über 50 bei *P. spinosum*, wo sie radial ausstrahlend einen halbkugeligen Körper zusammensetzen.

Der histologische Bau läßt sich am besten auf sagittalen Längsschnitten erkennen (Taf. VIII, Fig. 3). Die einzelnen Hodenlappen werden von einem sehr feinen Plattenepithel, dem Hodenfollikel, umgeben, welches besonders an den blinden Enden so fein wird, daß es einer strukturlosen Membran ähnelt. Nach den ventralen Enden zu verdicken sich die Wände und gehen in das kubische bis zylindrische Epithel der Vasa efferentia und des Samenleiters über.

Der Hodeninhalt des reifen Hodens zeigt in jedem Lappen alle die Zellgenerationen, die zur Spermatozoenbildung führen, und zwar sind die verschiedenen Zellsorten in der Regel in bestimmten Zonen angeordnet, wie das von Seeliger (1892) in einer ausgezeichneten Spezialarbeit, der wir hier folgen wollen, dargetan wurde. Die älteste Zellgeneration, die der Ursamenzellen, liegt vorwiegend an den blinden dorsalen Enden, während sie in früheren Stadien den gesamten Hodeninhalt bildete. Durch ihre Teilung gehen Zellen mit besonders chromatinreichen Kernen, die Samenmutterzellen, hervor. Indem diese sich zweimal, und, wie es scheint, ohne daß sich ein Ruhestadium einschiebt, teilen, sinkt bei der ersten Teilung die Größe des Zelleibes sowie des Kernes auf die Hälfte und ebenso wohl die Zahl der Chromosomen von 16 auf 8. Die Samentochterzellen sind gebildet, welche eine dritte Zone einnehmen. Aus deren Teilung gehen schließlich kleine Zellen, Spermatiden oder Spermien hervor, die in die 4. Zone eintreten, wo zugleich deren Umwandlung in Spermatozoen erfolgt. Diese letzteren füllen in dichten Schwärmen den Basalabschnitt, die Vasa efferentia und die Ampulle des Samenleiters an.

Die Spermatozoen sind nach den Beobachtungen, die von Keferstein und Ehlers (1861) am lebenden Tiere gemacht wurden, langgeschwänzt, mit lanzettförmigem Kopfe, dessen Spitze in einen langen, feinen, geißelförmig hin und herschwingenden Faden ausgezogen ist (Taf. VIII, Fig. 4).

Bemerkt sei hier, daß der Hoden von einer ganzen Reihe Arten (*P. aherniosum*, *atlanticum*, *giganteum*, *ovatum*) mit Pigmentzellen ausgestattet ist, die diesem Organe eine von vielen Beobachtern konstatierte rote Farbe verleihen (vgl. S. 7 u. Taf. I, Fig. 7). Es handelt sich um runde oder elliptische (nie verästelte) große Zellen von mesodermaler Herkunft, die, im Leben mit einem körnigen carminroten (Keferstein und Ehlers) Pigment erfüllt, der Follikelwand dicht anliegen.

Ferner wurde oben (S. 108) aus den zahlreichen Berichten über das Leuchten der Pyrosomen geschlossen, daß auch der Hoden jedenfalls Licht aussende.

3. Die Reifung der Geschlechtsdrüsen und die Beziehungen zwischen geschlechtlicher Vermehrung und Knospung.

Die Pyrosomen sind als Zwittertiere geschlechtlich tätig; sie vermehren sich aber auch ungeschlechtlich durch Knospung, und ihre Knospen bilden einen Stock, der naturgemäß in jedem Bildungsstadium Tiere verschiedensten Alters beherbergen muß. Diese Tatsachen bedingen eine Reihe gegenseitiger Beziehungen unter den Geschlechtsverhältnissen, die scheinbar wirr und regellos ineinandergreifen, in Wirklichkeit sich aber als recht geordnet und bedeutungsvoll erweisen, sowohl was den Bestand der Kolonien als auch die Erhaltung der Art anlangt. Dies gilt 1. von dem Verhältnis der Reife von Hoden und Ei, ferner 2. von dem Verhältnis der Geschlechtsreife zur Knospungsreife und endlich 3. auch von dem Verhältnis von Geschlechtsreife und Knospungsreife einerseits zum Alter des Einzeltieres andrerseits.

Was das Verhältnis der Reife von Hoden und Ei anlangt, so sind a priori natürlich 3 Fälle möglich, nämlich gleichzeitige Reife, männliche und weibliche Vorreife (Protandrie und Protogynie). Alle 3 Fälle kommen bei den Pyrosomen vor, wenn auch der erste, die gleichzeitige Reife, meistens gewissermaßen einen vorübergehenden Zustand, ein Durch- oder Übergangsstadium darstellt. Bei den beiden sehr nahe verwandten Arten *P. atlanticum* und *giganteum* reift der Hoden in der Regel viel früher als das Ei. Wenn auch in jungen Tieren Hoden und Ei auf etwa gleicher Entwicklungsstufe stehen, so eilt doch weiterhin die Ausbildung des Hodens der des Eies so beträchtlich voraus, daß in alten Tieren neben einem reifen, mit Spermatozoen vollgepackten Hoden ein winziges Ei liegt. Da aber der Hoden wohl zeitlebens Samenfäden produziert, ist natürlich Selbstbefruchtung nicht ausgeschlossen, sondern bei der Nähe der Ausmündungsgänge beider Geschlechtsdrüsen sogar wahrscheinlich, wenn nicht etwa andere gegensätzliche Eigenschaften chemischer Natur von Ei oder Sperma desselben Tieres — wie sie im Pflanzenreiche häufiger vorkommen — jene ausschließen. Der Befruchtungsvorgang selbst ist am lebenden Tiere noch nicht beobachtet worden, und daher kann diese Frage zurzeit auch nicht beantwortet werden. Protandrisch wie die beiden Arten sind auch *P. triangulum* und wahrscheinlich *P. spinosum*.

Der andere Fall der Protogynie wird z. B. von *P. aherniosum, verticillatum* und *operculatum* verwirklicht. Bei den Ascidiozooiden dieser Arten kann man im Cloacal-, bzw. im rechten Peribranchialraum (siehe oben S. 113) bereits fertige Viererkolonien antreffen, wenn der Hoden noch ein winziges, völlig unentwickeltes Knöspchen darstellt; und wenn der Hoden Spermatozoen produziert, haben die Ascidiozooide längst ihre Brut entleert. Somit ist bei den genannten Arten in diesen Fällen Selbstbefruchtung ausgeschlossen, jedoch nicht in allen:

Schon Seeliger (1895) gibt z. B. für das protogyne *P. aherniosum* auch an, daß in den 4 Primärascidiozooiden erst der Hoden, dann das Ei reift, „und ein Gleiches gilt für viele Tiere in älteren Stöcken". Ich kann diese Angabe für *P. aherniosum* durchaus bestätigen und habe dasselbe, und zwar noch viel klarer, bei *P. verticillatum* beobachten können. Während hier in den 4 ersten Ascidiozooiden der Hoden das Ei ganz erheblich an Ausbildung übertrifft, jener auf der Höhe seiner Entwicklung steht, dieses aber noch ganz unreif ist, zeigt in der zweiten und noch mehr in der dritten Etage (vgl. oben S. 13 ff.) der Hoden eine geringere, das Ei dagegen eine fortgeschrittenere Entwicklung, so daß hier beide Organe in einem Tiere eine gleiche Ausbildung haben, z. B. beide reif sein können, womit Selbstbefruchtung natürlich wieder gegeben wäre. In den folgenden Etagen (4—6) ändert sich nun dieses gegenseitige Verhältnis der Reife von Hoden und Ei in derselben Weise stetig, d. h. der Hoden bleibt mehr und mehr (gegen das offene Ende der Kolonie zu) hinter dem Ei zurück oder, was dasselbe ist, dieses übertrifft an Ausbildung den Hoden um so mehr, je weiter wir in die jüngeren Etagen an der Stockbasis vorschreiten. So steht hier im unteren Teile der Kolonie in ein und demselben Ascidiozooid ein reifes, bzw. bereits bis zum Embryo entwickeltes Ei einem völlig unentwickelten Hoden gegenüber, und an der Spitze des Stockes besitzen die 4 ersten Ascidiozooide neben reifen Hoden unentwickelte Eier. Der Stock ist an der Spitze protandrisch, im unteren Teile protogyn, und in der Mitte herrscht gleichzeitige Reife vor.

Die Ursache dieser Erscheinung liegt in dem Verhältnis der Geschlechtsreife zur Knospungsreife. Der Pyrosomenstock ist die Summe aller Einzeltiere, die durch Knospung in letzter Linie aus dem Cyathozooid, jenem aus dem befruchteten Ei entstandenen Muttertiere, hervorgegangen sind und in dauernder Verbindung miteinander bleiben. Das Cyathozooid schnürt bekanntlich in frühen Embryonalstadien durch eine Art Querteilung vier Individuen, die 4 ersten oder Primärascidiozooide, ab, während es selbst, inmitten dieser Viererkolonie gelegen, schließlich vollständig resorbiert wird. Diese 4 Primärascidiozooide beginnen alsbald, noch lange bevor sie ihre definitive Größe erreicht haben, selbst Knospen abzuschnüren, welche sich in gesetzmäßiger Weise dorsal über diesen ihren Muttertieren placieren (vgl. oben S. 13 ff.). Auch diese Tochterindividuen beginnen ebenfalls, noch relativ unentwickelt, alsbald wieder mit der Knospenproduktion, die ältesten (die der 2. und 3. Reihe) z. B. bei *P. aherniosum* und *verticillatum* etwa dann, wenn jedes der 4 Primärascidiozooide 5—8 Knospen abgeschnürt hat. Während nun aber in den später abgeschnürten, also jüngeren Tieren, welche etwa die 4. und 5. Reihe aufbauen, erst die Geschlechtsdrüsen zur Reifung gelangen (und zwar um so schneller, je jünger die Tiere sind), ehe diese knospen, bleiben sie in den 4 Primärascidiozooiden und den von ihnen abstammenden älteren (weil früher abgeschnürten) Tochterindividuen unentwickelt, vielleicht infolge des

kolossalen Materialverbrauchs bei der raschen und andauernden Knospung. Es sind also die ältesten Tiere des Stockes (die 4 Primärascidiozooide und ihre ältesten Tochtertiere der 2. und 3. Etage) zunächst ausschließlich ungeschlechtlich, knospend, tätig. Die späteren Generationen (der 5.—6. Reihe und der folgenden Reihen) dagegen bringen zuerst Samen oder Eier hervor. Während jene (die 4 Primärascidiozooide und ihre ältesten Tochtertiere) daher zuerst die Kolonie durch Knospung aufbauen, sorgen die späteren Generationen zuerst für die Erhaltung der Art. Später kehrt sich das Verhältnis natürlich um: Die ältesten Tiere (zuletzt die 4 Primärascidiozooide) werden geschlechtsreif und stellen vermutlich darauf die Knospung ein, während sich die jüngeren Generationen dem Knospungsgeschäft und somit der Vergrößerung der Kolonie widmen.

Wenn nun, wie in den Stöcken von *P. aherniosum* und *verticillatum*, die jüngeren Generationen, ohne zu knospen, mit der Produktion von Eiern beginnen, und in den Tieren der älteren Generationen während der Knospenproduktion die Entwicklung der Eier zurückbleibt, der Hoden dagegen sich langsam weiter entwickelt (vielleicht, weil die Entwicklung des Eies ungleich mehr Ansprüche an das gleichzeitig noch knospende Tier stellt, als die des Hodens), müssen schließlich, wie oben ausgeführt, die Stöcke an der Spitze protandrisch, unten dagegen protogyn sein.

In den protandrischen Stöcken von *P. giganteum* und *atlanticum* tritt naturgemäß die Entwicklung der Eier zu Embryonen viel später ein, da ja eben erst die Hoden reifen. Da aber während der Ausbildung des Hodens und der Samenproduktion desselben weiter geknospt wird, sind auch zunächst alle Tiere (nicht nur die 4 Primärascidiozooide) länger knospend, d. h. stockbildend tätig, ehe das eigentliche Brutgeschäft, die Furchung der Eier, beginnt, wobei ja das von den Tieren des Stockes erzeugte Material diesem selbst verloren geht. Es werden somit protandrische Stöcke nach einem gewissen Alter aus einer größeren Anzahl geknospter Ascidiozooide sich zusammensetzen, somit stets größer sein müssen, als die protogynen, deren Ascidiozooide während der Eientwicklung und Furchung nicht knospen, sondern vielmehr Substanz der Kolonie in den Embryonen (zur Erhaltung der Art) abgeben. Und in der Tat sind z. B. die protandrischen Kolonien von *P. atlanticum* und *giganteum* im Maximum stets erheblich viel größer als etwa die protogynen von *P. aherniosum* und *verticillatum*. Wie oben schon bemerkt, fanden Peron (1804) und Huxley (1851) Kolonien von *P. atlanticum*, die 16, bzw. 25 cm lang waren, Ritter (1905) solche von *P. giganteum* von 60 cm Länge, während die bis jetzt bekannten längsten Stöckchen von *P. aherniosum* und *verticillatum* 3 cm messen.

Aller Wahrscheinlichkeit gehören zu diesen protandrischen Stöcken auch die beiden so nahe verwandten Arten *P. Agassizi* und *P. spinosum*. Von der ersteren Art sind seither nur bis 12 cm lange, schlanke Kolonien gefischt worden, deren sämtliche Ascidiozooide der Geschlechtsorgane

vollständig entbehren, so daß wir annehmen müssen, die Geschlechtsdrüsen dieser Form kommen erst in späterem Alter aus freien Mesodermzellen, welche sich massenhaft um den Verdauungstractus herum finden (vgl. oben S. 100), zur Entwicklung. Die andere Form, *P. spinosum*, ist die größte bekannte Pyrosomenart; beobachteten doch Bonnier und Perez (1907) im Indischen Ozean Stöcke bis zu 4 m (vgl. oben S. 12). Für *P. spinosum* gilt höchstwahrscheinlich das oben von *P. atlanticum* und *giganteum* Gesagte. Mir standen nur Bruchstücke riesiger Kolonien zur Verfügung, aber ich habe in keinem einzigen Falle Embryonen beobachtet, so daß anzunehmen ist, bei *P. spinosum* wird das Brutgeschäft recht lange hinausgeschoben, vorher findet nur Knospung statt und deshalb die riesige Größe der Kolonien.

Diese extremen Größenverhältnisse der Stöcke bei den verschiedenen Arten werden ferner begünstigt oder mit bedingt von dem Verhältnis des Eintritts der Geschlechtsreife zum Alter des Einzeltieres. Da gilt denn, daß die weibliche Vorreife, also die Reife des Eies, in den Tieren der protogynen Stöcke sehr frühe, die männliche Vorreife, die Samenproduktion des Hodens, dagegen stets erst in höherem Alter des Tieres erfolgt. Schon Seeliger (1895) hob hervor, daß in den Stöcken von *P. aherniosum* $2^1/_2$—3 mm lange, also noch junge Tiere — die alten messen 5 cm — bereits wohl entwickelte Embryonalkolonien besitzen, so daß es zweifellos ist, daß hier die weibliche Geschlechtsreife eintritt, bevor das Ascidiozooid seine volle Größe erreicht hat. Während in seinem Körper die Embryonalentwicklung sich vollzieht, wächst das Muttertier und erreicht erst seine definitive Größe, nachdem die Viererkolonie bereits ausgestoßen ist. Seeliger möchte, aber wohl nicht ganz mit Recht, diese Erscheinung mit der Pädogenese und mit der von Chun bei Ctenophoren beobachteten Dissogonie vergleichen.

Ich kann die eben mitgeteilten Beobachtungen Seeligers bestätigen und erweitern. Es ist geradezu erstaunlich, in welch jugendlichem Alter die nahe der offenen Basis gelegenen Ascidiozooide bei *P. verticillatum* ihre Eier zur Reife bringen. In einem achtreihigen, 2 cm langen Stöckchen z. B. besaßen die Ascidiozooide der vorletzten 7. Reihe, die weniger als halb so groß sind als die erwachsenen Tiere, also geradezu noch Knospen darstellen, bereits reife Eier.

Und andererseits erscheint die Reife des Hodens in den Ascidiozooiden von *P. atlanticum* und noch mehr in denen von *P. giganteum* nahezu bis zu dem Zeitpunkt hinausgeschoben, wo das Tier seine definitive Größe erreicht hat. So kommt es, daß z. B. in einem 3,5 cm langen Stock von *P. atlanticum*, oder in einer 5 cm langen Kolonie von *P. giganteum* noch keine reifen Hoden, in einem 9 cm langen, aus Tausenden von Tieren bestehenden Stocke auch noch keine Embryonen vorhanden sind, während bei *P. aherniosum* und *verticillatum* in 1 cm langen Stöckchen fertige Viererkolonien geboren werden können.

So erscheint also die den verschiedenen Arten eigene Stockgröße als eine Folge ihrer geschlechtlichen Verhältnisse; protandrische Formen bilden große, protogyne kleine Kolonien.

Was endlich das Verhältnis des Eintritts der Knospungsreife zum Alter des knospenden Tieres anlangt, so wurde bereits erwähnt, daß die 4 Primärascidiozooide mit der Knospenproduktion sehr frühe beginnen, lange bevor sie erwachsen, vielmehr selbst noch Knospen sind. Man kann meist bereits bei der eben geborenen Viererkolonie ein winziges Knöspchen unmittelbar hinter dem Endostyl herauswachsen sehen, zu einer Zeit also, wo alle anderen Organe des jungen Ascidiozooids, insbesondere auch die Geschlechtsdrüsen, noch völlig unentwickelt sind und dasselbe kaum $^1/_6$—$^1/_5$ seiner definitiven Größe erreicht hat. Wenn die erste Knospe eines Primärascidiozooides abgeschnürt wird, hat es vielleicht erst $^1/_4$—$^1/_3$ seines Wachstums vollendet.

Bei den folgenden, von den 4 Primärascidiozooiden geknospten Generationen beginnt die Knospenproduktion zwar in etwas späterem Alter, aber doch bereits auch, noch ehe die Tiere ihre definitive Größe erreicht haben. Weiterhin wird ja die Knospung von der Entwicklung der Geschlechtsdrüsen stark beeinflußt (vgl. S. 118), und zwar entweder gehemmt oder gar zeitweilig aufgehoben. Jedenfalls aber läßt sich in allen Fällen konstatieren, daß die 4 Primärascidiozooide zuerst ausschließlich knospen, also ungeschlechtlich tätig sind, und ebenso die von ihnen auf diesem Wege erzeugten zunächstfolgenden ältesten Tochtertiere. Die geschlechtliche Tätigkeit setzt bei diesen ersten Generationen stets darnach ein. Erst wird also der Bestand der Kolonie, gewissermaßen des Individuums, gesichert, darauf beginnt die Neugründung von Kolonien durch geschlechtliche Tätigkeit zur Erhaltung der Art, während gleichzeitig auch die Kolonie weiter vergrößert wird.

Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, daß individuelle Verschiedenheiten, also scheinbare Ausnahmen von jenen Regeln, öfter beobachtet werden. So kann bei an sich protogynen Arten, z. B. bei *P. aherniosum* und *verticillatum*, durch länger andauernde Knospung aller älteren Ascidiozooide die Entwicklung der Eier so hinausgeschoben werden, daß, weil der Hoden sich während der Knospenproduktion langsam weiter entwickelt, junge 6—7 reihige Stöcke protandrisch erscheinen. Zu welch extremen Verhältnissen es kommen kann, möge ein Beispiel von *P. verticillatum* dartun: Während die 300 Ascidiozooide eines Stöckchens mit 20 regelmäßigen, dichtaneinanderliegenden Reihen noch völlig unentwickelte Geschlechtsorgane besaßen, hatten in einer siebenreihigen Kolonie von den 89 Ascidiozooiden nur die jüngsten 14 der letzten Reihe noch unentwickelte Eier, die übrigen 75 dagegen bereits fertige Embryonen, von denen eine ganze Anzahl (16) aus den mittleren (2.—4.) Reihen schon geboren, d. h. ausgestoßen waren. Hielt also dort eine allerdings fabelhaft rasche Knospen-

abschnürung die Entwickelung der Geschlechtsorgane zurück, so trat hier die weibliche Geschlechtsreife ganz besonders früh ein und die Entwickelung der Eier ging sehr rasch vor sich.

Vergleicht man diese eben dargestellten Fortpflanzungsverhältnisse der Pyrosomen mit denen anderer Tunicaten, so läßt sich eine ähnliche Mannigfaltigkeit der Beziehungen vielleicht nur noch bei den Ascidien konstatieren, die dafür allerdings ja auch nach jeder anderen Richtung hin unvergleichlich reicher differenziert erscheinen. Auch bei den Ascidien herrscht meist Dichogamie, wobei männliche Vorreife häufiger als weibliche zu sein scheint (vgl. Bronn, Supplement III, S. 623ff.); aber auch gleichzeitige Reife der Geschlechtsdrüsen kommt häufig vor. Man könnte vielleicht sagen, daß das, was in der Ascidienklasse getrennt, vereinzelt, von ganz verschiedenen Gruppen (Familien, Gattungen und Arten) verwirklicht ist, bei den Pyrosomen beinahe von jeder einzelnen Spezies zusammengefaßt wiederholt wird. Bei den übrigen Thaliaceen erscheint die Dichogamie strenger geregelt. So funktionieren z. B. bei den Salpen alle Individuen einer Kette zu einer bestimmten Zeit entweder als Männchen oder als Weibchen. Bei Doliolum dürfte, wie bei den Salpen, überhaupt nur weibliche Vorreife vorkommen.

Was das Verhältnis von geschlechtlicher Vermehrung und Knospung anlangt, so sahen wir, daß unter den Ascidiozooiden zwar beide Vermehrungsarten ineinandergreifen, auch gleichzeitig nebeneinander hergehen können, doch stets so, daß die 4. Primärascidiozooide und auch die von diesen durch Knospung abstammenden ersten (ältesten) Ascidiozooide aller Arten zunächst ausschließlich ungeschlechtlich, eben knospend tätig sind und erst danach Geschlechtsprodukte zur Reife bringen. Diese Fähigkeit der Ascidiozooide, sich sowohl auf geschlechtliche, als auch auf ungeschlechtliche Weise fortzupflanzen, dürfte ein ursprüngliches Verhalten darstellen; denn wir werden annehmen müssen, daß, als in der Phylogenese die ungeschlechtliche Vermehrung durch Kospen zur Koloniebildung führte (da die Knospen nicht oder nur in unvollkommener Weise befähigt waren, sich vom Muttertier zu entfernen), ursprünglich sämtliche Individuen der betreffenden Art in gleicher Weise die Fähigkeit geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Vermehrung besaßen, also in der Lage waren, gleichzeitig durch Knospung die Kolonie zu vergrößern und ebenso durch Produktion von Samen und Eiern neue Kolonien zu gründen.

„Es muß als ein späteres, abgeleitetes Verhalten betrachtet werden, wenn sich diese beiden Aufgaben des Fortpflanzungsgeschäftes auf verschiedene Individuen der Kolonie verteilten, derart, daß die zuerst entstandenen Individuen einer Kolonie sich ausschließlich die Vergrößerung derselben durch Knospung angelegen sein ließen, während die später entstandenen Individuen zur Begründung neuer Kolonien durch geschlechtliche Fortpflanzung schritten. Eine derartige Einrichtung, in welcher wir bereits die ersten Anfänge des Generationswechsels zu erblicken haben,

findet sich bei den Synascidien. Es wurde bereits von Ganin, im Anschluß an Beobachtungen von Krohn, festgestellt, daß hier die aus dem Ei sich entwickelnden Individuen, welche die Kolonie begründen, sich ausschließlich auf ungeschlechtlichem Wege fortpflanzen, während die durch Knospung entstandenen Abkömmlinge dieser Individuen wieder Geschlechtsprodukte hervorbringen.“ (Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere 1893, S. 1414).

Es zeigen somit die Vermehrungsverhältnisse der Ascidiozooide der Pyrosomenkolonie offenbar recht ursprüngliche Verhältnisse, gleichwohl erreicht die geschlechtliche Differenzierung bei den Pyrosomen jene bei Synascidien gewissermaßen angedeutete höhere Stufe, welche für die gesamte Thaliaceengruppe (*Anchinia*, *Dolchinia*, *Doliolum*, *Salpa*) charakteristisch ist, nämlich die des Generationswechsels, indem das aus dem Ei hervorgehende Individuum ausschließlich ungeschlechtlich tätig ist. Denn aus dem Pyrosomenei entsteht das von Huxley sogenannte Cyathozooid, ein rudimentäres, larvales Individuum von blasenförmiger Gestalt, welches die Geschlechtsreife nie erlangt, sondern ausschließlich ungeschlechtlich 4 „Primärascidiozooide“ hervorbringt. Von diesen stammen durch Knospung die sämtlichen Ascidiozooide der Kolonie ab. Das Cyathozooid ist somit das ungeschlechtliche Muttertier, die „Amme“ des ganzen Stockes, die „ungeschlechtliche Generation“. Die vom Cyathozooid ungeschlechtlich erzeugten Primärascidiozooide und alle folgenden Ascidiozooidgenerationen bringen nun außer den Knospen auch Geschlechtsprodukte zur Reife, aus denen wieder das Cyathozooid hervorgeht; sie repräsentieren in ihrer Gesamtheit also die „geschlechtliche Generation“. Somit wechselt regelmäßig eine aus dem Ei hervorgegangene ungeschlechtliche Generation, das Cyathozooid, mit mehreren, durch Knospung entstandenen geschlechtlichen Generationen, den Ascidiozooiden, ab.

Vergleicht man diesen Fortpflanzungszyklus der Pyrosomen mit dem Generationswechsel der Salpen, für deren Vermehrungsverhältnisse der Begriff bekanntlich geprägt wurde, so erkennt man unschwer, daß es sich bei den Pyrosomen nicht um einen einfachen, „normalen“ Generationswechsel handelt. Der Solitärsalpe entspricht zweifellos das Cyathozooid, und die 4 Primärascidiozooide sind den von der Solitärform geknospten Kettentieren zu vergleichen; folglich würde ein einfacher Generationswechsel vorliegen, wenn die 4 vom Cyathozooid geknospten Primärascidiozooide ausschließlich Geschlechtsprodukte zur Reife brächten. Sie haben aber neben der geschlechtlichen Fortpflanzung die Fähigkeit der Knospung ebenso wie alle Nachkommen bewahrt, man könnte sagen, gewissermaßen vom Cyathozooid ererbt, wie sie ihrerseit die Fähigkeit zu ungeschlechtlicher Vermehrung selbst wieder auf alle ihre Nachkommen weitervererben. Somit liegt das vom Normalen Abweichende, das Komplizierende darin, daß sämtliche Geschlechtstiere (die Ascidiozooide) auch das Ver-

mögen der ungeschlechtlichen Vermehrung besitzen, ein Verhalten, welches vorhin als ursprüngliches hingestellt wurde. Somit erhält der Generationswechsel der Pyrosomen eine Form, welche auch in dem vielleicht noch verwickelteren, aber wieder völlig andersgearteten Fortpflanzungszyklus der Dolioliden kein Gegenstück besitzt, sondern nur auf Pyrosomen beschränkt erscheint.

Etwas nur ihm Eigentümliches erhält der Generationswechsel der Pyrosomen ferner auch dadurch, daß die Amme, das Cyathozooid, ein rudimentäres, einem Ascidiozooid durchaus unähnliches Individuum von krugförmiger Gestalt darstellt, und sodann durch den Umstand, daß dieses Tier nicht persistiert, sondern, bald nachdem die vier Knospen sich einigermaßen entwickelt haben, mitten unter ihnen gelegen, vollständig rückgebildet wird, also larval bleibt. Sucht man nach Analogem, so könnte höchstens die Rückbildung der Kieme und des Verdaungstraktus in den alten *Doliolum*-Ammen hier herangezogen werden.

Das Cyathozooid entbehrt außer anderen funktionsfähigen Organen (Kieme, Darmtraktus) auch jedweder Muskulatur. Es ist also nicht imstande, wie die Salpen- oder *Doliolum*-Amme, von denen wir ganz besonders die letztere mit einem extravaganten Muskelapparat ausgerüstet sehen, ihre Brut, die 4 Primärascidiozooide während ihrer Entwicklung durchs Wasser zu tragen. Aber auch im ausgebildeten Zustande weisen ja, was oben schon betont wurde, die Pyrosomen-Ascidiozooide unter allen Thaliaceen die schwächste Entwicklung der Muskulatur auf, so daß es ihnen offenbar nur mit vereinten Kräften, d. h. zu vielen zur Kolonie zusammengeschart, möglich wird, sich an der Oberfläche des Wassers zu halten. Daß tatsächlich die junge und darum kleine Kolonie infolge ungenügender Schwebfähigkeit und völlig mangelnder Eigenbewegung in die Tiefe sinkt, dort mit der ungeschlechtlichen Vermehrung beginnt und als größere, aus vielen Individuen bestehende Kolonie, offenbar mittels eigener Muskeltätigkeit an die Oberfläche steigt, haben die Untersuchungen Chuns (1888) mit ziemlicher Sicherheit dargetan.

Wenn also die kleine Viererkolonie mit samt dem Mutter-Cyathozooid nicht in der Tiefe zugrunde gehen soll, muß für schnelle Vermehrung der muskeltätigen Individuen, für rasche Vergrößerung der Kolonie gesorgt werden, und dies geschieht hier, wie meistens in der Tierreihe, wenn nicht parthenogenetisch, durch Knospung. Und wir verstehen jetzt, daß, wie oben schon betont worden ist, die Knospenproduktion der 4 Primärascidiozooide in außerordentlich frühen Stadien einsetzt, und daß ferner sowohl die 4 ersten Ascidiozooide, als auch die von ihnen zuerst erzeugten Tochterascidiozooidgenerationen stets zunächst ausschließlich knospend tätig sind, ein Verhalten, das sich nicht nur beim vergleichenden Studium der Stöcke sofort ergibt, sondern auch bei histologischen und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen herausstellt. So hat schon Kowalevsky (1875) und nach ihm wieder Seeliger (1889) betont, daß in Einzeltieren

alter Kolonien die Geschlechtsorgane und besonders wieder die Eier sehr viel weiterentwickelt sind, als in sonst gleich entwickelten Primärascidiozooiden und Einzeltieren kleiner Stöcke (d. s. die ersten [ältesten] Tochterascidiozooide).

Phylogenetisch würden sich die geschilderten Verhältnisse vielleicht folgendermaßen denken lassen. Ursprünglich besaßen alle Individuen der Pyrosomenvorfahren, die wir uns von ihrer Synascidienabstammung her noch festsitzend zu denken hätten, die Fähigkeit geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Vermehrung. Später kam, um vorerst den Bestand der Kolonie zu sichern, die geschlechtliche Vermehrung des aus dem Ei hervorgegangenen Individuums (des Cyathozooids) zugunsten einer intensiv ungeschlechtlichen Fortpflanzung in Wegfall; und bei den gleichzeitig geschlechtlich und ungeschlechtlich tätigen Nachkommen (den Ascidizooiden) regelte sich aus demselben Grunde das zeitliche Verhältnis von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Vermehrung so, daß zuerst nur Knospen gebildet wurden. Es war aber offenbar für den Bestand der Kolonie von umso größeren Vorteil, je früher die Individuen zur Knospenproduktion schritten. Deshalb wurde nicht nur bei den Ascidiozooiden (den Knospen), sondern auch vor allem beim Cyathozooid, der Gründerin der Kolonie, die Abschnürung von Knospen allmählich in immer frühere Stadien, schließlich ins Larvenstadium, verlegt.

Nachdem so der rasche Aufbau einer kräftigen Kolonie und deren Fortbestand gesichert war, wurde diese vielleicht nach Erwerbung des „kolonialen Muskelsystems“ (vgl. oben S. 95) freischwimmend. Das ungeschlechtliche Muttertier (das Cyathozooid), welches bei den übrigen Thaliaceen durch Ausbildung eines extravaganten Muskelapparates die Brut (= Kolonie) fortbewegt, konnte nun hier auch rückgebildet werden, da die Gesamtheit der Nachkommen die Lokomotion des Stockes besorgte, wenn es nur, wie wir jetzt tatsächlich sehen, möglich wurde, recht frühzeitig — noch im Embryonal- oder Larvenstadium — und auf möglichst schnellem und sicherem Wege — durch Knospung — eine größere Anzahl solcher muskelkräftiger Nachkommen zu erzeugen. So würde, auch phylogenetisch gesprochen, das Cyathozooid das sein, was es morphologisch ist, nämlich ein Larvenstadium einer rückgebildeten, in ihrer ursprünglichen Form uns unbekannten *Pyrosoma*-Amme, bei welcher die ungeschlechtliche Vermehrung in dieses frühe Alter verlegt erscheint.

XIV. Die Embryonalentwicklung.

Unsere Kenntnis der Embryonalentwicklung der Pyrosomen verdanken wir einer Reihe ausgezeichneter Forscher. Die älteren und grundlegenden, aber meist ohne Anwendung der Schnittmethode vorgenommenen Untersuchungen von Huxley (1860) und Kowalevsky (1875) sind später durch die Arbeiten von Salensky (1891 und 1892), Seeliger (1892) und neuerdings besonders von Korotneff (1905) wesentlich ergänzt und erweitert worden, so daß wir

gegenwärtig mit allen Stadien des Entwicklungsverlaufs bekannt sind, womit natürlich nicht gesagt sein soll, daß nicht noch manche Frage offen sei.

Ehe die Furchung und Keimblätterbildung und weiterhin die Entwicklung des Cyathozooids zur Besprechung gelangt, sollen die erste Bildung des zwittrigen Geschlechtsapparates und die sogenannten Reifungserscheinungen behandelt werden.

1. Die erste Bildung der Geschlechtsdrüsen.

Die erste Bildung des Zwitterapparates in den vier jungen, vom Cyathozooid abstammenden Primärascidiozooiden ist von Seeliger (1892) in einer Spezialuntersuchung eingehend verfolgt worden, nachdem sie Salensky (1891) überhaupt bezweifelt hatte.

Der Zwitterapparat nimmt in relativ frühem Stadium seine Entstehung von einer mesodermalen, dorsalwärts vom sogenannten Keimstrang gelegenen Zellgruppe, deren Zellen sich sämtlich durch verhältnismäßig große, häufig in Teilung begriffene, chromatinreiche und nur locker miteinander verbundene Kerne auszeichnen, wie sie der Keimstrang selbst auch besitzt. (Taf. VIII, Fig. 5.) Wird schon daraus die Zusammengehörigkeit beider Organanlagen ersichtlich, so läßt sich gelegentlich noch direkt ein kontinuierlicher Zusammenhang zwischen Keimstrang und Geschlechtsanlage beobachten; sie erscheint lediglich als der dorsale Abschnitt des Keimstranges.

Auf späteren Stadien fällt neben den kleineren, häufig in Teilung begriffenen Kernen alsbald ein größerer, bläschenförmiger auf, der genau einem jungen ruhenden Keimbläschen gleicht und auch für den Kern der (normalerweise) einzigen zur Entwicklung gelangenden Eizelle anzusehen ist (Taf. VIII, Fig. 7). Während das Keimbläschen, ohne je eine Spur einer beginnenden Teilung zu zeigen, an Größe zunimmt, ordnen sich die übrigen, in lebhafter Teilung begriffenen kleineren Kerne in einer Schicht peripher um das Keimbläschen zu einem Follikel an. (Taf. VIII, Fig. 6.) Damit haben sich die ursprünglich gleichen mesodermalen Zellarten zu Ei- und Follikelzellen differenziert, letztere sind Folgegenerationen jener ursprünglichen. Die Eizelle ist stets ungeteilt geblieben.

Die am linken dorsalen Ende der Geschlechtsanlage gelegenen teilungsfähigen Kerne werden nun durch eine Einschnürung von dem mehr ventral und rechts befindlichen Teile, der das Ovarium darstellt, abgeteilt. Sie entwickeln sich zum Hoden. Die nunmehr folgende völlige Trennung des Ovariums und Hodens verläuft in den Primärascidiozooiden genau wie in den späteren Einzeltieren und bietet nichts Besonderes. Jetzt sondert sich auch die ursprünglich gleichartige Zellmasse der Hodenanlage in einen zentralen und peripheren Teil, von welchem der letztere das einschichtige und nach rechts zum Samenleiter ausgezogene Hodenfollikel darstellt. Während die Innenzellen des Hodens sich (im Gegensatz zur Eizelle) mehrfach, vielleicht etwa 6—8 mal, teilen, ohne ihre Struktur zu verändern, beginnt auch die bis dahin einheitliche Anlage sich in einzelne Lappen zu

spalten, die natürlich vom Hodenfollikel umhüllt bleiben. Die weiter fortdauernde Teilung der Innenzellen führt nun schließlich nicht nur zu einer starken Vermehrung — man zählt nunmehr schon Tausende solcher Ursamenzellen —, sondern auch zu einer Differenzierung in diejenigen Zellgenerationen, die endlich zur Spermatozoenbildung führen, wie das bereits oben S. 115 nach dem Befunde Seeligers mitgeteilt wurde.

Am Ovar ist es inzwischen zur Ausbildung des Eileiters dadurch gekommen, daß der Cloakenwand gegenüber das Follikelepithel etwas dicker wurde und sich ventral und nach rechts zu einer am Ei trichterförmig beginnenden Röhre ausgezogen hat. Das Keimbläschen ist stets exzentrisch, fast peripher, in der Nähe des Ursprungs des Eileiters gelegen, und in der ansehnlichen, über dem Keimbläschen liegenden Höhle des Ovidukts sind bei sämtlichen Ovarien dieses Stadiums zahlreiche Spermatozoen zu beobachten, welche durch den inzwischen in die Cloake durchgebrochenen Ovidukt eingedrungen sind, ohne das Ei befruchten zu können. Danach verfällt der Ovidukt einer teilweisen Rückbildung. Aus diesen Darlegungen Seeligers dürfte hinsichtlich eines Vergleiches der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane als Ergebnis von allgemeiner Bedeutung nicht nur die Erkenntnis der Gleichwertigkeit von Ei- und Hodenfollikel, von Ei- und Samenleiter betrachtet werden, sondern auch die Tatsache, daß Ei und Spermatozoon ganz verschiedene Generationsfolgen von ursprünglich auf derselben Generationsstufe stehender Zellen darstellen.

2. Die Reifungserscheinungen des Eies.

Das wenige, was wir über die der Furchung vorangehenden Vorgänge wissen, verdanken wir Kowalevsky und Salensky. Sie erstrecken sich auf Veränderungen des Keimbläschens und auf das Auftreten der Testazellen.

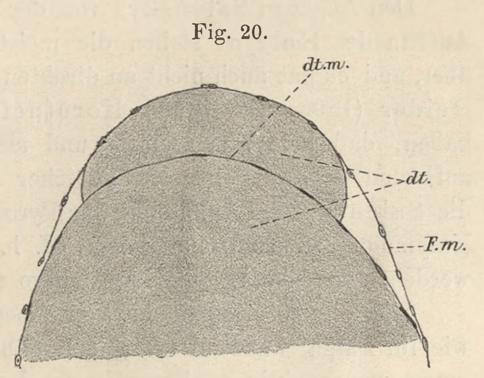
Nachdem der Nahrungsdotter am distalen Eipole sich schärfer von dem ihm scheibenförmig aufliegenden Keime gesondert hat, plattet sich nach Salenskys Beobachtungen das Keimbläschen zu einer gelappten Scheibe von amöbenartigem Aussehen ab. Gleichzeitig spielen sich auch im Innern des Keimbläschens Veränderungen ab, welche den Chromatingehalt und den Keimfleck betreffen, aber von Salensky nur unvollkommen festgestellt werden konnten. Das Resultat ist jedenfalls das Austreten, bzw. Verschwinden des Keimflecks und die Auflösung des chromatischen Netzwerkes im Keimbläschen in lose Chromatinfäden und die Umbildung derselben „in Form von vier Schleifen“. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß es sich dabei um einzelne Phasen des allerdings wohl nur sehr unvollständig beobachteten Reifungsprozesses handelt. Die Bildung der Richtungskörper und der Befruchtungsvorgang selbst sind noch nicht konstatiert worden.

Ein weiteres Entwicklungsstadium des Eies kennzeichnet sich durch das Auftreten von Zellen zwischen Follikel und Dotter. Kowalevsky gebührt das Verdienst, erkannt zu haben, daß es sich um ausgewanderte Follikelzellen handelt, die er darum als innere Follikelzellen be-

zeichnete, und die den Testazellen der Ascidien und den inneren Follikelzellen der Salpen homolog sind. Salensky, der diese Zellen als Kalymmocyten bezeichnet, fügt noch eine Reihe Einzelheiten über Entstehung und Bau hinzu. Danach zeichnen sie sich durch birnförmige Gestalt, ein dickflüssiges, leicht intensiv färbbares Plasma und einen im zugespitzten Pol liegenden, ovalen und chromatinreichen Kern aus.

Schließlich tritt am reifen, ungefurchten Ei noch eine Bildung auf, die von Salensky als Deckschicht, von Korotneff als Dottermenbran bezeichnet worden ist. Es handelt sich um eine dünne Zellenlage an der Innenwand des Follikels, welche nach Salensky durch Abspaltung vom Follikelepithel entstanden, nur den Keim als eine Art Schutzmembran umhüllt, während nach Korotneffs Beobachtungen, diese aus Zellen mit schönen Hufeisenkernen bestehende Dottermenbran das gesamte Ei umhüllt, jedoch nur über dem Keime gewissermaßen selbständig wird und in die Erscheinung tritt, sonst aber der Follikelmembran untrennbar anliegt und daher leicht übersehen wird. (Textfigur 20) Vgl. auch Taf. VIII, Fig. 8 *Dt.m* und *F.m.*

Fig. 20.



Reifes Ei mit *F.m.* Follikelmembran; *dt* Dotter; *dt.m* Dottermembran. (Nach Korotneff.)

Damit schließt die Reihe der Um- und Neubildungen am reifen Ei vor der Furchung. Ehe wir jedoch diese selbst besprechen, sei noch mit einigen Worten die Bedeutung der inneren Follikel- oder Testazellen berührt. Nicht nur die Entstehung, sondern auch die Bedeutung der Testazellen der Tunicaten gehört zu den meistumstrittensten Gegenständen der Entwicklungsgeschichte der Geschlechtszellen. Wenn jetzt die meisten Forscher an der von Kowalevsky schon im Jahre 1866 gelehrten extraovulären Entstehung der Testazellen, die ja auch für Pyrosoma gilt, festhalten, gehen die Ansichten über die Bedeutung derselben nicht nur im allgemeinen, sondern auch speziell bei Pyrosoma recht auseinander. Kowalevsky ist der Ansicht, daß sie vielleicht als Dotterbildungszellen funktionieren, und teilt mit, daß sie „samt dem Dotter von der Keimscheibe umwachsen und als Nahrungsmittel oder als Blutkörperchen verbraucht werden“; denn „bis zu der Zeit, wo im Cyathozooid noch ein Tropfen Dotter bleibt, umgeben ihn diese Zellen in Form eines immer dichter werdenden Netzes, bis sie endlich mit dem Verschwinden des Cyathozooids auch zugrunde gehen, resp. von dem Ascidiozooid in Form der ernährenden Blutflüssigkeit absorbiert werden.“ Diese Angabe würde mit einem Befunde Seeligers übereinstimmen, wonach neben der jungen Geschlechtsanlage in den vier Primärascidiozooiden (Taf. VIII, Fig. 7),

einzelne oder zu Gruppen vereinigte Mesenchymzellen von zum Teil bedeutender Größe mit Dotterkörperchen beladen zu beobachten sind. Sie werden von Seeliger als identisch mit den Kalymmocyten Salenskys (= den Testazellen) angesehen. Der letztgenannte Forscher dagegen lehrt bekanntlich die Beteiligung der inneren Follikelzellen, seiner Kalymmocyten, am Aufbau des Embryos, wie er dasselbe bereits in einer Reihe von Arbeiten auch für die Salpen behauptet hatte. Nach einer Anzahl komplizierter Veränderungen der Plasmastruktur und der Form sollen die zwischen die Blastomeren des Pyrosomenembryos eingewanderten Kalymmocyten als völlig gleichwertige, somatische Elemente den Embryo zusammensetzen. Ein kleinerer Teil derselben wandert mit den übrigen Mesenchymzellen aus dem Cyathozooid in die Ascidiozooide ein (was ja auch Seeliger bestätigt) und setzt nach Salensky die „linsenförmigen Zellenhaufen“, die Leuchtorgane, zusammen.

Den Angaben Salenskys von der Beteiligung der Kalymmocyten am Aufbau des Embryos stehen die meisten Forscher sehr skeptisch gegenüber, und es hat auch nicht an direkten Widerlegungen gefehlt. So glauben Heider (1893, 1895) und Korotneff (1897), den Beweis erbracht zu haben, daß bei Salpen einzig und allein die Blastomeren den Embryo aufbauen, und der letztere Forscher bestreitet auch (1905) entschieden die Salenskysche Auffassung für Pyrosoma und ist der Meinung, daß die Kalymmocyten zugrunde gehen, d. h. von den Blastomeren resorbiert werden, noch ehe Organe im Embryo nachweisbar sind.

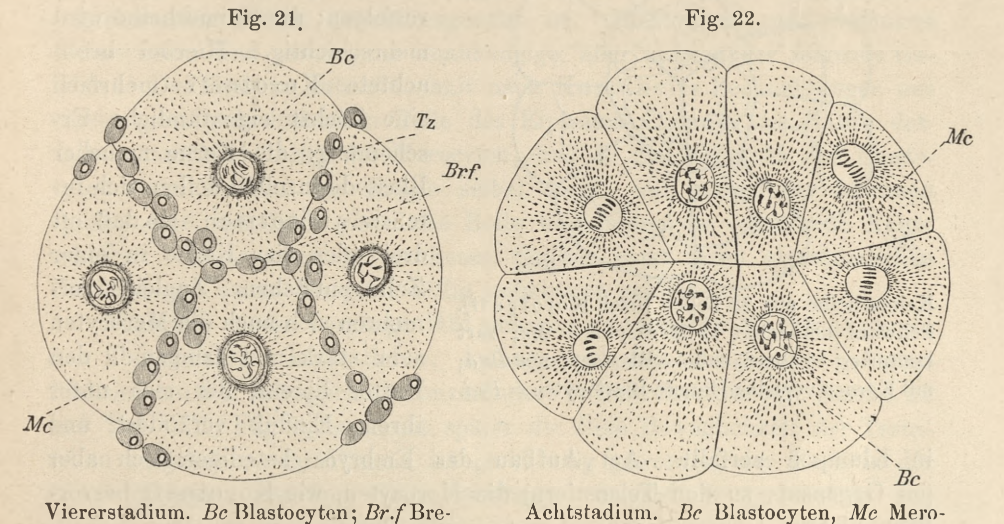
Diese letztere Angabe bezweifelt neuerdings Julin (1908) für Pyrosoma wie für Salpa, während er andererseits bestätigt, daß sich die Kalymmocyten weder aktiv noch passiv an dem Aufbau des Embryos beteiligen. Vielmehr scheint Julin der Nachweis gelungen, daß die Testazellen in einer ganz charakteristischen Verteilung nicht nur das Leuchten des reifen Eies und des Cyathozooids hervorrufen, sondern auch, wie Salensky schon lehrte, die Leuchtorgane der Ascidiozooide selbst aufbauen. Sollte sich diese in einer (offenbar) nur vorläufigen Mitteilung niedergelegte Beobachtung bestätigen, woran kaum zu zweifeln sein dürfte, so würde damit eine neue Anpassung der scheinbar so plastischen und vieler Aufgaben fähigen Testazellen erwiesen sein.

3. Die Furchung.

Unsere Kenntnis des Furchungsverlaufs am Pyrosomenei war bis vor kurzem recht lückenhaft, da Kowalevsky nur die allerersten Stadien beobachten konnte, Salensky aber zu diesem Gegenstande wenig mitteilt. Die Lücken sind durch Korotneff (1905) trefflich ausgefüllt worden, weshalb wir hier seiner Darstellung in der Hauptsache folgen werden.

Das Pyrosomenei ist meroblastisch, und die Furchung discoidal; sie erinnert, wie Kowalevsky schon feststellte, an die des Teleostiereies. Die 1. Furche, von Testazellen angefüllt, zerlegt die Keimscheibe in

zwei gleichgroße, kugelige Blastomeren, die sich in der Ruhe alsbald abflachen, aber ebenso wie die folgenden (bis zum Sechzehnerstadium) bei beginnender Teilung wieder rund werden. Die 2. Furche steht senkrecht auf der ersten, so daß alle 4 Furchungskugeln im Centralpunkte zusammenstoßen; später jedoch verdrängen zwei gegenüberliegende Blastomeren die beiden anderen, und berühren einander in größerer Ausdehnung in der sogenannten Brechungsfurche (Textfig. 21). Die 3. und 4. Furche sind zwar wieder wie die 1. und 2. meridional, verlaufen aber wegen der erwähnten Verschiebung diesen nicht parallel. Vielmehr steht die 3. Furche senkrecht auf der Brechungsfurche, und die 4. bildet ihre beiderseitigen Verlängerungen (Textfig. 22). Ein Schnitt durch das Achtstadium (Taf. VIII, Fig. 8) zeigt nicht nur, daß die vier inneren übereinander stehenden



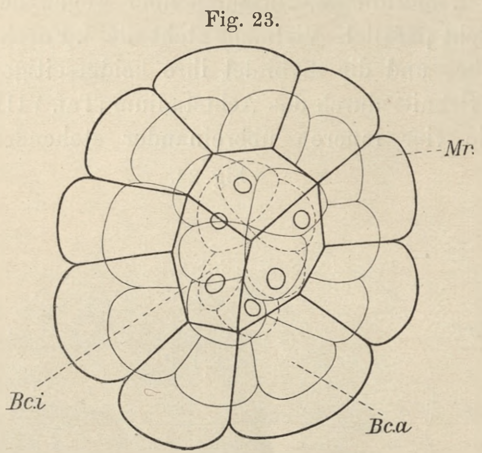
Viererstadium. *Bc* Blastocyten; *Br.f* Brechungsfurche; *Mc* Merocyten; *Tz* Testazellen. (Nach Korotneff.)

Achtstadium. *Bc* Blastocyten, *Mc* Merocyten. (Nach Korotneff.)

Blastomeren über den vier äußeren von etwa doppelter Größe liegen, sondern auch, daß diese letzteren ebenso wie schon die beiden äußeren Blastomeren des Viererstadiums zahlreiche Pseudopodien in den Dotter hineinsenden. Damit hat eine Differenzierung der Blastomeren eingesetzt, in solche, welche eine plastische Rolle bei der Entwicklung spielen, Blastocyten, und in solche, welche die Ernährung der Blastodermscheibe durch den Dotter vermitteln und nach Beendigung dieses Geschäfts zugrunde gehen, von Korotneff Merocyten genannt. Dadurch wird die von Salensky gemachte Annahme widerlegt, daß es sich bei den zahlreichen, den Dotter unterhalb der Keimscheibe aufliegenden „Dotterkalymmocyten" um eingewanderte Follikelzellen (= Kalymmocyten) handele, und zugleich die Auffassung von Korschelt und Heider (Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte S. 1314) bestätigt, daß diese Elemente eingedrungene Blastomeren seien.

Die nun folgende 4. Teilung liefert eine einschichtige Keimscheibe von 8 in 2 inneren Reihen angeordneten Blastocyten und 8 äußeren Merocyten. Bei der Entstehung von 32 Zellen wird die Teilungsebene äquatorial und dadurch die Keimscheibe mehrschichtig, und zwar sind 12 Merocyten vorhanden, von denen 9, randlich gelegen, das Periblast darstellen; von den 20 Blastocyten liegen 14 oberflächlich und 6 sind innere Blastodermzellen (Textfig. 23). In diesem Stadium ist unter dem Blastoderm eine Blastulahöhle vorhanden, die vollständig von Testazellen eingenommen wird.

Fig. 23.

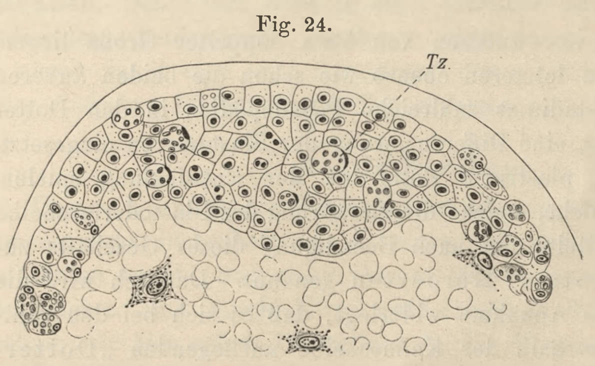


Keimscheibe aus 22 Zellen (nach Korotneff). Schwarz konturiert 12 Merocyten = *Mc*; zart konturiert 14 oberflächliche Blastocyten = *Bc.a*; mit Kernen versehen, innere Blastocyten = *Bc.i*.

Von nun an läßt sich keine regelmäßige Anordnung mehr verfolgen; die Keimscheibe wird mehrschichtig. Hierbei beobachtete Korotneff mehrfach eine höchst eigentümliche Erscheinung: die Kerne mancher Blastodermzellen teilen sich intensiv amitotisch, so daß oft drei oder vier Kerne in einer Zelle entstehen. Zugleich vermehren sich auch die Merocyten sehr stark und dringen in den Dotter hinein, der sich unter ihrem Einfluß verändert und in Klumpen zerfällt. Am Aufbau des Embryos beteiligen sich aber (im Gegensatz zu den Teleostiern) die Merocyten, wie Korotneff hervorhebt, nicht.

Infolge der raschen Zellvermehrung entsteht auf den folgenden Stadien zunächst eine haufenförmige Blastodermscheibe mit Zellen von annähernd gleicher Größe. Mehr und mehr flachen sich aber die Ränder dieses Zellhaufens dadurch ab, daß sie sich über den Dotter verbreiten. Die Blastomerenscheibe besitzt eine zentrale Verdickung und flache Ränder (Textfig. 24). Nunmehr zerfällt diese zentrale Verdickung in zwei zusammenhängende Teile, die von oben gesehen wie zwei Buckel erscheinen

Fig. 24.



Querschnitt durch eine Blastodermscheibe. *Tz* Testazellen.

(Taf. VIII, Fig. 10). Beide Verdickungen, zuerst die untere, verstreichen aber sehr bald wieder, indem die sie bildenden Blastomeren auseinander zu gehen scheinen, sich über den Dotter hinweg regelmäßig ausbreiten und die Blastodermscheibe in eine einschichtige Kappe verwandeln, die fast die ganze Hälfte des Dotters umgibt. Unweit vom Rande dieser Kappe, wo die Zellen mehr als im zentralen Teil zusammengedrängt erscheinen, entsteht ein Zellhaufen, der zuerst keinen bestimmten Umriß hat und etwas später linsenförmig wird (Taf. IX, Fig. 2). Dieses wenig umfangreiche, aber schon mehrschichtige Gebilde ist die definitive Keimscheibe, die den Ausgangspunkt für die Keimblätter bildet. So unterscheidet Korotneff eine Blastodermscheibe von einer definitiven Keimscheibe (im engeren Sinne), die nur aus den an der Organogenese teilnehmenden Zellen zusammengesetzt ist. Blastoderm- und definitive Keimscheibe sind „zwei ganz unabhängige, aber aufeinander folgende Gebilde“. Der Embryo entsteht somit nach Korotneffs Beobachtungen aus einem ganz unbedeutenden Teile des Eiplasmas, „da 1. die Hälfte desselben zur Ausbildung der Merocyten, und 2. die Mehrzahl der Blastocyten zum Aufbau der Kappe selbst dient; nur einige der letzteren spielen eine spezifisch plastische Rolle und bilden die eigentliche Keimscheibe“. Diese oben besprochenen Stadien samt ihren eigentümlichen Umbildungen waren bis jetzt völlig unbekannt geblieben.

Während dieser Vorgänge läßt sich eine regressive Metamorphose der Testazellen konstatieren: Anfangs zwischen den locker gefügten Blastomeren frei beweglich und unverändert in ihrer Struktur (vgl. Textfig. 21 und Taf. VIII, Fig. 8), erscheint später die freie Beweglichkeit der Testazellen aufgehoben; ihr Plasma ist grobkörnig geworden, der Kern in die Länge gezogen und zur Seite gedrängt. Schließlich zerbröckelt das Plasma, und der ganz oberflächlich liegende Kern erscheint oft nur noch als peripher gelegener Chromatinstreifen (Textfig. 24).

4. Die Bildung der Keimblätter.

Nachdem sich die oben erwähnte definitive Keimscheibe über einen großen Teil des Dotters ausgebreitet hat, beginnt die Sonderung der 3 Keimblätter (Taf. IX, Fig. 1). Eine obere Zellschicht bildet das Ektoderm, darunter folgt eine Meso-Entodermmasse und endlich unten auf dem Dotter ein Stratum von zerstreuten, nur durch körniges Plasma verbundenen Zellen, das Entoderm. Der Raum zwischen Meso-Entoderm und Entoderm ist als Gastralraum zu deuten, „obwohl die Gastrula selbst hier ganz verwischt erscheint, und vom Blastoporus keine Rede sein kann“. Nunmehr kommt es zur Differenzierung des Meso-Entoderms. In der unteren Hälfte der Keimscheibe, längs der äußeren Peripherie des Entoderms, entsteht das Mesoderm als eine kompakte Erhebung von halbmondförmiger Gestalt (Taf. IX, Fig. 3). Zu gleicher Zeit tritt das Nervensystem als eine knopfförmige, ebenfalls

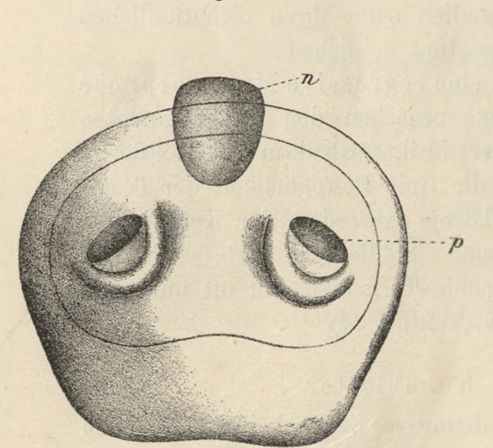
solide Verdickung gegenüber der Mesodermanlage zutage. Alsbald bekommt die rechte Mesodermanlage ein Lumen, und schließlich „wird die linke Mesodermanlage von der eigentlichen Keimscheibe ausgeschlossen, um freie Mesodermzellen zu bilden,“ während weiterhin das (rechte) Mesoderm sich in ein Rohr verwandelt (Taf. IX, Fig. 4). Das Entodermrohr, dessen Wand ein Derivat des Meso-Entoderms darstellt, schließt sich völlig. Nunmehr entstehen die Peribranchialöffnungen rechts und links unter der Nervenanlage.

Von den Lücken- und Hohlraumbildungen, die Salensky in diesen und früheren Stadien beschreibt und die von ihm als Cölomeinstülpungen gedeutet werden, konnte Korotneff ebensowenig bemerken, wie von der Entstehung des Axialrohrs, der Chorda, und er ist der Ansicht, daß Salensky durch ungünstige Behandlung des Materials zu diesen irrigen Bildern und Anschauungen geführt worden sei.

5. Die Organentwicklung des Cyathozooids.

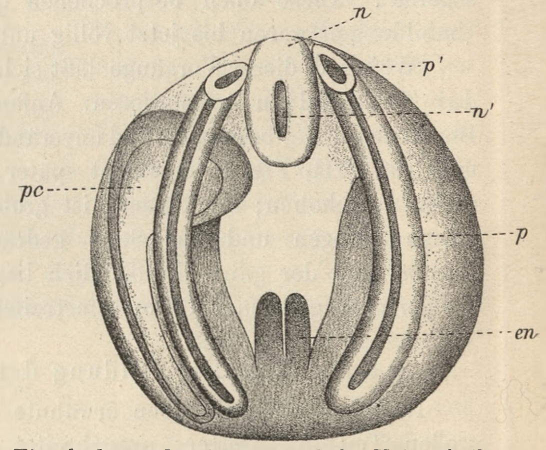
Die Weiterbildung der ovalen Keimscheibe wird durch das Auftreten zweier symmetrisch hinter der Nervenplatte gelagerter taschenförmiger Ein-

Fig. 25.



Eine Keimscheibe von *Pyrosoma*. (Nach Kowalevsky.) Das Nervensystem *n* ist in Form einer Ektodermverdickung, die Peribranchialröhren *p* als zwei taschenförmige Ektodermeinstülpungen angelegt.

Fig. 26.



Eine bedeutend weiter entwickelte Keimscheibe von *Pyrosoma*. (Nach Kowalevsky.) Das Nervensystem *n* hat sich zu einer Rinne vertieft, deren Ränder noch nicht überall (*n'*) geschlossen sind; *en* Endostylanlage; *p* Peribranchialröhren; *p'* deren Öffnungen; *pc* Pericardialsäckchen.

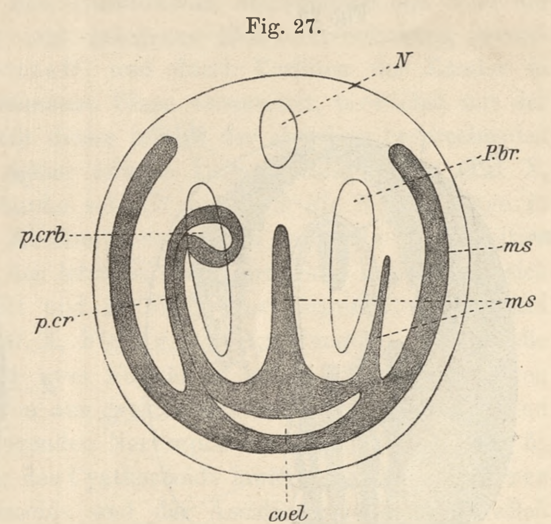
stülpungen des Ektoderms gekennzeichnet, welche rasch zu zwei gekrümmten, parallel dem Keimscheibenrande von vorn nach hinten gerichteten Röhren, den Peribranchialröhren, auswachsen (Textfig. 25 u. 26 u. Taf. IX, Fig. 5). Die ursprüngliche Einstülpungsöffnung obliteriert später nach den Beobachtungen von Salensky und Korotneff, während

nach Kowalevsky die Cloakalöffnung des Cyathozooids durch das Zusammenfließen beider Öffnungen entsteht.

Das Nervensystem wird zwar ursprünglich als solide plattenförmige Ektodermverdickung angelegt, zeigt aber später eine deutliche Höhle, die nach Kowalevsky dadurch zustande kommt, daß die Nervenplatte sich rinnig vertieft und die wulstigen Ränder schließlich zusammenwachsen, womit die Trennung vom Mutterektoderm vollzogen wird (Textfig. 26 *n'*). Die tiefgreifendsten Veränderungen betreffen das Mesoderm.

Nachdem der linke Teil der halbmondförmigen Mesodermanlage (Korotneff) aufgelöst ist, und der rechte ein Lumen erhalten hat, tritt auch in dem zentralen Teil eine Höhle, das Cölom, auf, welches, alsbald nach vorn wachsend, sich zwischen Gastralhöhle und Ektoderm wie eine Tasche hineinschiebt (Taf. IX, Fig. 6). Nunmehr wächst der rechte Mesodermteil zu einer Röhre, dem Pericardialkanal, aus, dessen Lumen mit dem der Leibeshöhle kommuniziert (Textfig. 27). An seinem oberen Ende, unweit der entsprechenden (rechten) Peribranchialöffnung erhält der Peribranchialkanal eine sackförmige Erweiterung, die Pericardialblase (Taf. IX, Fig. 7), während das nach hinten ziehende Pericardialrohr allmählich sein Lumen verliert und sich auflöst.

Fig. 27.



Keimscheibe von *Pyrosoma*, um die Verteilung des Mesoderms (dunkel) zu zeigen. *N* Nervensystem; *P.br* Peribranchialröhren; *p.cr* Pericardialkanal; *p.crb* Pericardialblase; *coel* Cölom; *ms* Mesoderm.

Links, zum rechten Perikardialkanale symmetrisch, wird kein Kanal angelegt, sondern nur ein blinder Auswuchs. In der Mittellinie, sowohl links als rechts, längs der Ränder der Keimscheibe, verlaufen ebenfalls Mesodermstreifen (Textfig. 27).

Bei der weiteren Ausbildung der Keimscheibe wird die Cölomhöhle kleiner, und die ganze Mesodermanlage äußert eine Neigung, sich in einen kompakten Zellhaufen zu verwandeln.

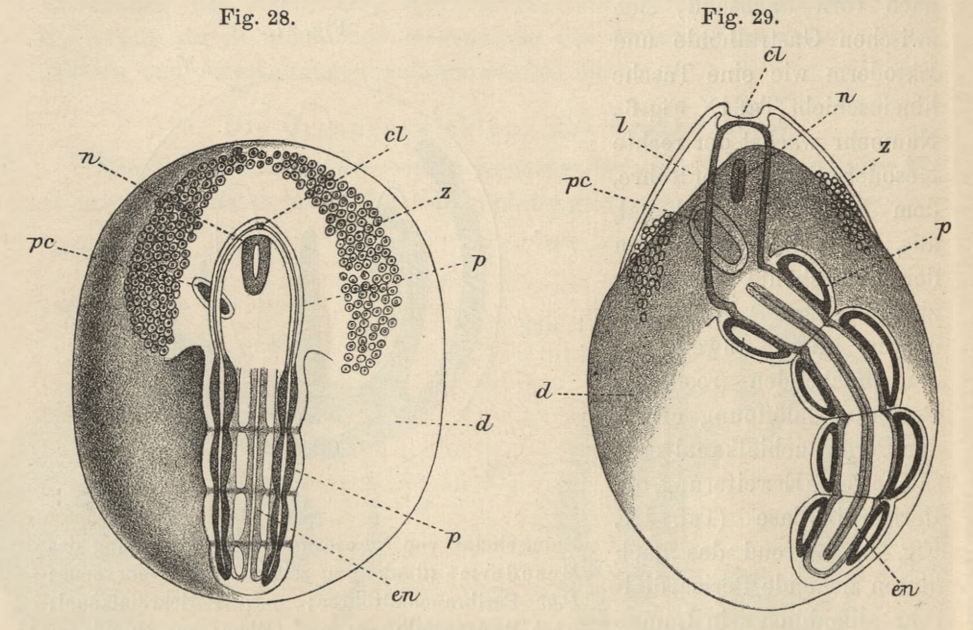
Während dieser Vorgänge hat sich zuerst der hintere Teil der oberen Darmwand median eingefaltet und die Endostylanlage gebildet, welche allmählich nach vorn zu weiterschreitet (Textfig. 26; Taf. IX, Fig. 5 u. 7).

Zu dieser Zeit ist, wie Kowalevsky und Salensky übereinstimmend berichten, die Keimscheibe von einer Zone kleiner Zellen umgeben, welche auf den Querschnitten unmittelbar unter dem Ektoderm dem Dotter auf-

liegen (Taf. IX, Fig. 7 *z*). Nach Kowalevsky sind es innere Follikelzellen, welche in ähnlicher Lage bis zum Verschwinden des Cyathozooids verharren, ohne an der Bildung von Organen Anteil zu nehmen. Höchstens sollen sie als Blutkörperchen in den Embryo eintreten. Salensky dagegen ist der Ansicht, daß an der Bildung dieser Zellenzone außer den Kalymmocyten (inneren Follikelzellen) auch Mesodermzellen beteiligt sind.

6. Weitere Ausbildung des Cyathozooids und die Entstehung der vier Primärascidiozooide.

Mit dem zuletzt beschriebenen Stadium hat das Cyathozooid diejenige Entwicklungsstufe erreicht, auf welcher es zur Bildung „tetrazoiden Kolonie"



Zwei Entwicklungsstadien des Pyrosomen-Embryos (nach Kowalevsky aus Korschelt und Heider). *cl* Cloakalöffnung; *d* Nahrungsdotter; *en* Endostylanlage; *l* Leibeshöhle des Cyathozooids; *p* Peribranchialröhren; *pc* Pericardialsäckchen des Cyathzooids; *z* Zellenzonen.

schreitet. An der zungenförmig in die Länge gewachsenen Keimscheibe unterscheidet man sehr bald einen vorderen Abschnitt mit Ganglion und Pericardialhöhle und einen hinteren endostylführenden, der sich mehr und mehr in Form einer Aussackung nach hinten vorstülpend, zum Stolo auswächst und durch das Auftreten von vier zunächst sanften Querfurchen den Zerfall in die Anlagen der 4 Primärascidiozooide erkennen läßt (Textfig. 28).

Zu dieser Zeit kommt nach Salensky am vorderen Rande der Keimscheibe vor dem Ganglion die Cloakalöffnung in Form einer kleinen rundlichen Einstülpung zum Vorschein, welche alsbald mit den Peribranchialröhren in Kommunikation tritt. Während jedoch sehr bald der im Cyathozooid

gelegene Teil der Peribranchialröhren seine Lumina verliert und schließlich rückgebildet wird, stülpt sich die Cloakalöffnung trichterförmig erweitert tiefer in das Cyathozooid ein (Taf. X, Fig. 1 u. 2), bis der scheibenförmig verbreiterte Boden derselben mit der Darmhöhlenwand verlötet, worauf die trennenden Wände durchbrechen, und beide Räume in Kommunikation treten.

Die Darmhöhle des Cyathozooids umfaßt den basalen Teil der cloakalen Einstülpung und erstreckt sich von da trichterförmig verengert und im Bogen gekrümmt in das Cyathozooid, um sich schließlich in Form eines Rohres in das proximale Ascidiozooid als dessen Darmanlage fortzusetzen (Taf. X, Fig. 1 u. 2).

Das Nervenganglion des Cyathozooids, ursprünglich aus einer am vorderen Keimscheibenrande axial gelegenen Ektodermverdickung hervorgegangen (Salensky, Korotneff) und durch Verlöten der Ränder in eine längliche, allseitig geschlossene Blase verwandelt, verwächst mit der Darmhöhlenwand und wird mit dieser infolge der gleich zu besprechenden Krümmung des Stolos aus seiner axialen Lage herausgedrängt (Taf. X, Fig. 1). Eine seichte Querfurche schnürt nunmehr die Nervenanlage in einen vorderen und hinteren Abschnitt, von denen der erste das definitive Ganglion des Cyathozooids, der letztere, der Darmwand anliegende, sich zur Flimmergrube auszieht und in Form einer engen Röhre alsbald in die Darmhöhle mündet (Taf. X, Fig. 2 g, *fl.*). Am Ganglion wachsen die vorderen Ränder seitwärts zu zwei Fortsätzen mit je einer ganglionären Anschwellung, den Seitennerven aus, welche das Darmrohr umgreifen und in einer der Darmwand anliegenden Nervenplatte endigen (Taf. X, Fig. 5).

Dieser Organentwicklung des Cyathozooids laufen eine Reihe äußerer Umbildungen des Cyathozooids und der Ascidiozooidenkette parallel. Die Veränderung des Cyathozooids bestehen darin, daß die Ränder der Keimscheibe (= des Cyathozooids) die „Dotterblase", (Salensky) d. h. den vom Follikelepithel umhüllten Nahrungsdotter mehr und mehr umwachsen, das Cyathozooid also an Größe gegenüber der Dotterblase zunimmt und bald in Form eines konischen Hügels nach außen vorragt (Textfig. 29). Bei dieser allmählichen Ausbreitung des Cyathozooids auf der Oberfläche des Dotters rückt der letztere ganz passiv nach und nach aus der Dotterblase in die Höhle des Cyathozooids hinein, bis die Dotterblase selbst äußerlich verschwunden ist (Taf. X, Fig. 1 u. 2). Mit diesem Stadium schließt die Periode der progressiven Entwicklung des Cyathozooids ab und macht einer regressiven Metamorphose Platz. Bald erscheint es nur noch als krugförmiges Gebilde zentral über den ebensogroßen Ascidiozooiden (Taf. X, Fig. 3), um schließlich mehr und mehr zwischen dieselben hineinzusinken, wo es als geschrumpfter rundlicher Körper mit funktionsunfähigen Organen schließlich völlig resorbiert wird (Taf. X, Fig. 4). Bemerkenswert erscheint hierbei besonders, daß nach Salenskys Beobachtungen die in den ersten Stadien der Rückbildung gewaltig erweiterte

Cloakalöffnung allmählich sich verengt und schließlich verschlossen erscheint. Es kann also nicht, wie Kowalevsky angegeben hatte, die Cloakalhöhle des Cyathozooids als gemeinsame Stockhöhle der zukünftigen Pyrosomenkolonie persistieren, sondern diese wird als neu auftretende Einsenkung des Zellulosemantels angelegt.

Die den Stolo, bzw. die Ascidiozooidenkette betreffenden äußeren Umbildungen bestehen in tiefgreifenden Lageveränderungen dieses Organs. Ursprünglich median, der Längsachse der Keimscheibe parallel gelegen und gerade nach hinten (der Cloakaleinstülpung entgegengesetzt) gestreckt (Textfig. 28), führt die Ascidiozooidenkette bei weiterem Wachstum eine Krümmung nach links aus (Textfig. 29), um bald in eine äquatoriale Lage überzugehen; d. h. in Form eines noch offenen abwärts gebogenen Ringes den Leib des Embryos auf der Grenze zwischen dem gleichgroßen Cyathozooid und dem Dottersack zu umgreifen (Taf. X, Fig. 1). Durch die fortschreitende Verkleinerung der Dotterblase gelangt dann die halbringförmige Ascidiozooidenkette an das der Cloake entgegengesetzte Ende des Embryos und schließt sich, da derselbe hier bedeutend weniger umfangreich ist, ringförmig zusammen (Taf. X, Fig. 2). Dabei ändern die bisher alle in einer Medianebene liegenden Ascidiozooide durch unabhängige Drehung ihre gegenseitige Lage derart, daß sich schließlich jedes für sich mit seiner senkrechten (Dorsal- und Ventralseite verbindenden) Achse parallel der Haupt(Längs)achse des Cyathozooids einstellt (Taf. X, Fig. 3). Weiterhin drehen sich die Ascidiozooide um diese Achse noch so, daß ihre Egestionsöffnungen nach innen, dem degenerierenden Cyathozooid zu, ihre Ingestionsöffnungen nach außen gerichtet sind, ihre Medianebenen somit senkrecht, kreuzförmig sich schneidend, aufeinander stehen (Taf. X, Fig. 4). In dieser Stellung wird die junge Viererkolonie als geschlossener Ring, der streng in einer Ebene gekrümmt erscheint, geboren (vgl. oben S. 13 ff.).

Mit diesen äußeren Lageveränderungen der Ascidiozooidenkette, bzw. der Einzelascidiozooide, stehen Gestaltsveränderungen und Organverlagerungen der Ascidiozooide während der Entwicklung in innigem Zusammenhange, welche im Anschluß an Salensky hier ihre Besprechung finden sollen.

Nach der ersten sanften Einschnürung des Stolos sind die primitiven Ascidiozooide von viereckiger Gestalt. Da der Stolo die direkte Fortsetzung der Organanlagen des Muttertiers, des Cyathozooids, darstellt, besteht jedes der 4 Ascidiozooide aus einem Ektodermüberzug, einem Abschnitt der mütterlichen Darmhöhle mit deren dorsaler Einfaltung, der Endostylanlage, zwei Peribranchialröhren zwischen Ektoderm und Darmhöhle und dem Pericardialrohr in der rechten Körperseite, ebenfalls Fortsetzungen der entsprechenden Organe des Cyathozooids. Beim weiteren Längenwachstum des Stolos strecken sich auch die Ascidiozooide in der Richtung desselben (Textfig. 30 A). Diese embryonale, in der Richtung der Verbindungsstücke zwischen den Ascidiozooiden verlaufenden Längs-

achse entspricht aber nicht der definitiven des ausgebildeten Ascidiozooids, welche Ingestions- und Cloakalöffnung verbindet; denn diese beiden Öffnungen werden nicht an den Enden der embryonalen Längsachse angelegt, sondern vielmehr senkrecht dazu (Textfig. 30 *C*). Es tritt demnach, wie Korschelt und Heider (Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte) hervorheben, im Laufe der Entwicklung durch Wachstumsveränderungen an Stelle der embryonalen Längsachse eine neue auf, welche ihrer Lage nach zur embryonalen senkrecht gestellt erscheint. Die Längsachse des Ascidiozooidenembryos, deren beide Pole eben durch die Verbindungsbrücken der Ascidiozooide eingenommen sind, wird später zur Querachse des ausgebildeten Ascidiozooids, wenn auch noch nach der Geburt die Querachse des jungen Ascidiozooids länger als die Längsachse ist.

Fig. 30.

Drei aufeinander folgende Entwicklungsstadien zweier Ascidiozooide in schematischer Seitenansicht (im Anschlusse an Salensky aus Korschelt und Heider).
cl Cloake; *d* Darmkanal; *e* Egestionsöffnung; *es* Endostyl; *i* Ingestionsöffnung; *ks* Kiemenspalten; *n* Nervensystem; *p* Peribranchialraum.

Charakterisiert wird diese Gestaltsveränderung der Ascidiozooide durch die Verlagerung des Endostyls. Die Anlage desselben besteht bekanntlich in einer Einfaltung der dorsalen Darmhöhlenwand des Cyathozooids (Taf. IX, Fig. 5) Im primitiven Ascidiozooid liegt daher die Endostylanlage dorsal, in einer Ebene mit dem Nervenganglion (Taf. X, Fig. 1 *en*), der Endostyl des ausgebildeten Einzeltieres kennzeichnet dagegen die Ventralseite. Infolge „der weiteren Differenzierung der unmittelbar hinter dem Ganglion liegenden oberen Wand der Darmhöhle“ wird nun der Endostyl allmählich nach hinten verlagert, bis er zu seiner ursprüng-

lichen Richtung, und damit zur embryonalen Längsachse senkrecht steht. Da die Kiemenspalten aber stets auf dem Endostyl senkrecht stehen (vgl. oben S. 67), so führen auch diese im Verlauf der Entwicklung eine Drehung um 90° aus, gehen aus einer anfangs senkrechten Richtung allmählich in eine schräge und schließlich horizontale Lage über (Textfig. 30). Es enthält nach alledem die obere dorsale Körperfläche des primitiven Ascidiozooids eine, und zwar die vordere Hälfte der definitiven Dorsalseite, während die hintere Hälfte der embryonalen Oberseite die spätere Ventral-(Endostyl)seite darstellt.

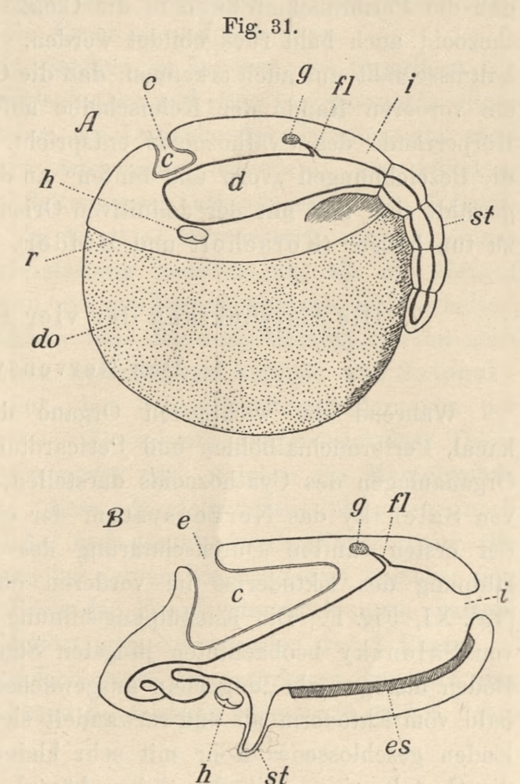
In einem Stadium, wo das Cyathozooid noch eine mächtig entwickelte Dotterblase trägt, erscheint das Cyathozooid bereits von einer dicken Celluloseschicht umgeben (Taf. X, Fig. 1 *m*). Die Abscheidung des Mantels erfolgt demnach sehr frühe und geschieht nach Salensky, wie oben S. 25 ff. bereits erwähnt wurde, ausschließlich vom Ektoderm des Cyathozooids, während die aus Follikelzellen bestehende Wand der Dotterblase an der Entwicklung der Celluloseschicht keinen Anteil nimmt, weshalb man z. B. auf Längsschnitten leicht nach der Ausbreitung des Cellulosemantels die Grenze zwischen Dotterblase und Cyathozooid beurteilen kann. Die Abscheidung der Cellulosesubstanz erfolgt, nachdem in den Raum zwischen Ektoderm und Follikel zahlreiche Mesodermzellen, die wesentlich aus dem Zerfall des linken Mesodermschlauches herrühren, eingewandert sind, und sie wird von den zumeist mit Sekretfäden ausgestatteten Ektodermzellen besorgt (siehe oben S. 37), (Taf. III, Fig. 5). Daß schließlich die Mesodermzellen im jungen Cellulosemantel der Viererkolonie sich in einer für Pyrosoma ganz charakteristischen Weise, die eine vier-, fünf- oder sechseckige Felderung ergibt, anordnen, wurde oben ebenfalls bereits ausgeführt. Eigentümlicherweise soll nach Salensky das ektodermale Hautepithel der 4 Primärascidiozooide an der Bildung des sie umhüllenden Cellulosemantels nicht beteiligt sein, vielmehr stammt dieser vom Cyathozooid durch Ausbreitung, eine Angabe, die vielleicht Verwunderung deshalb erregen dürfte, weil nicht zu verstehen ist, warum die Primärascidiozooide in dieser Hinsicht sich so ganz anders verhalten sollten, als die folgenden, deren Ektoderm doch den Cellulosemantel der gesamten Kolonie ausscheidet.

Es bleibt uns noch, im Anschluß an Salensky, Korschelt und Heider den Bau des Cyathozooids auf den des Tunicatenkörpers zurückzuführen. Dabei handelt es sich zunächst um die Deutung der cloakalen Einstülpung des Cyathozooids. Von Huxley wurde sie für die Ingestionsöffnung gehalten, von Kowalevsky aber für die Cloakenhöhle mit der Begründung erklärt, daß sie aus der Verschmelzung der Peribranchialröhren hervorgehe und sich in die gemeinsame Stockhöhle der Kolonie verwandle. Beide Befunde Kowalevskys hält, wie bereits erwähnt, Salensky für nicht den Tatsachen entsprechend, stimmt aber in der Deutung der Cloakeneinstülpung als dem Homo-

logon der cloakalen Einstülpung der übrigen Tunicaten mit Kowalevsky überein.

Zwei Momente erschweren nach Salensky die Deutung, nämlich die Tatsache, daß die Cloake des Cyathozooids in die Darmhöhle mündet, und daß die Flimmergrube desselben dem Stolo zu- und nicht, wie bei anderen Tunicaten, diesem abgekehrt ist. Um die erstere Erscheinung zu verstehen, erinnert Salensky daran, daß man, wie er gezeigt habe, auch bei Salpen den oberhalb der Kieme gelegenen Raum, in welchen die cloakale Einstülpung hineinführt, als Atemhöhle und nicht als Cloake ansehen dürfe, eine Deutung, mit welcher Salensky allerdings wohl ziemlich allein steht. Die andere Eigentümlichkeit, daß die Flimmergrube nach hinten gerichtet ist, erklärt sich daraus, daß sie wie alle übrigen Organanlagen infolge der außerordentlich starken Entwicklung des Dotters eine bedeutende Lageveränderung erfahren habe. Ein Vergleich mit der schematischen Darstellung der Lagebeziehungen der wichtigsten Organe einer solitären Salpe (Textfig. 31) mit der schematischen Seitenansicht eines Cyathozooids läßt erkennen, daß die hämale oder Bauchseite des Cyathozooids stark verkürzt ist, wodurch die Organe, welche bei der Salpe den hinteren und unteren Teil des Körpers einnehmen, wie Stolo und Endostyl, nach vorn, bzw. oben in unmittelbarer Nähe des Ganglions gerückt erscheinen. Die der Cloakalhöhle abgewendete Flimmergrube wäre bei dieser Betrachtung somit nicht nach hinten, sondern nach vorn gerichtet; denn beim Vergleich der Aufeinanderfolge der Organe müßte man beim Cyathozooid zwischen Flimmergrube und dem nach vorn gerückten Stolo bei *i* die Ingestionsöffnung erwarten, welche dem Cyathozooid eben

Fig. 31.



A Schematische Darstellung eines Pyrosomen-Embryos. *B* Schematischer Medianschnitt durch eine Salpe (Solitärform. (Aus Korschelt und Heider). *c* Cloake; *d* Darmkanal des Cyathozooids; *do* Nahrungsdotter; *e* Egestionsöffnung; *es* Endostyl; *fl* Flimmergrube; *g* Ganglion; *h* Herz; *i* (in *B*) Ingestionsöffnung; in *A* die Stelle, an welcher dieselbe zu vermuten wäre; *r* Umwachsungsrand der Keimscheibe; *st* Stolo prolifer.

fehlt. Korschelt und Heider betrachten gerade die relativen Lagebeziehungen von cloakaler Einstülpung und Nervensystem als Beweis für die Richtigkeit der Deutung als Cloake; denn wäre diese Einstülpung die Ingestionsöffnung, dann müßte die Flimmergrube dieser zu- und dürfte ihr nicht abgewendet sein. Ferner führen diese Forscher noch mit Recht an, daß die Peribranchialröhren in die Cloake einmünden, wenn sie im Cyathozooid auch bald rückgebildet werden. „Eine Betrachtung dieser Verhältnisse läßt uns auch erkennen, daß die Cloakeneinstülpung, welche ganz am vorderen Rande der Keimscheibe auftrat, eigentlich dem hintersten Körperrande des Cyathozooids entspricht. Es geht hieraus hervor, daß die Bezeichnungen „vorn und hinten“ an der Keimscheibe ganz willkürlich gewählt sind und mit der definitiven Orientierung des Cyathozooids nichts zu tun haben“ (Korschelt und Heider).

7. Die Entwicklung der vier Primärascidiozooide.

1. Das Nervensystem.

Während die wichtigsten Organe der Ascidiozooide, wie Darmkanal, Peribranchialhöhlen und Pericardium, eine direkte Fortsetzung der Organanlagen des Cyathozooids darstellen, wird nach den Beobachtungen von Salensky das Nervensystem der einzelnen Ascidiozooide zur Zeit der ersten sanften Durchschnürung des Stolos als eine mediane Einstülpung des Ektoderms im vorderen oberen Körperabschnitt angelegt (Taf. XI, Fig. 1). Die Einstülpungsöffnung erwies sich allerdings auf dem von Salensky beobachteten jüngsten Stadium als sehr verkümmert, der Boden dagegen als „ungemein ausgewachsen“. Diese Anlage schnürt sich bald vom Ektoderm ab und verwandelt sich in ein cylindrisches, an beiden Enden geschlossenes Rohr mit sehr kleiner Höhle. Später bekommt sie die Gestalt eines mit der Spitze hämal-, mit der Basis neuralwärts gerichteten Dreiecks. Der basale Teil zieht sich seitlich zu zwei röhrenförmigen Fortsätzen, den „Seitennerven“ (dem 8. Nervenpaar des erwachsenen Ascidiozooids, siehe oben S. 47 ff), aus, welche später ihre Höhle verlieren und, den Darm umfassend, unterhalb desselben zusammentreffen. Der nach hinten, der späteren Ingestionsöffnung zugerichtete trichterförmige Teil der Nervenblase verwächst mit der Darmwand. Nachdem sich nun durch Zellwucherung die obere Wand des basalen Teils der Nervenanlage stark verdickt hat, und das Lumen des verjüngten Abschnitts nach der Darmhöhle durchgebrochen ist, ist die Differenzierung der primitiven Nervenblase in Ganglion und Flimmergrube vollzogen. Allerdings verlieren nach Salensky nicht nur das Ganglion, sondern auch die Flimmergrube sehr bald ihr Lumen, die Kommunikation und auch die Verbindung mit der Darmhöhle schwindet, und zwischen Flimmergrube und Darmwand soll durch „Faltung, bzw. Ausstülpung der Darmhöhlenwand“ ein Rohr, eine „definitive“ Flimmergrube sich einschieben, so daß

bei den Primärascidiozooiden mit der Entstehung zweier Flimmergruben, einer „primitiven“ von der Nervenblase abstammenden und einer „definitiven“ von der Darmwand gebildeten zu rechnen sei. Indem die definitive sich weiter auswächst, schiebt sie die primitive mehr und mehr unter das Ganglion zurück. Sie erscheint nur noch als kleiner Lappen oder Verbindungsteil zwischen Ganglion und definitiver Flimmergrube und wandelt sich wahrscheinlich in die Hypophysisdrüse um.

Während es in den letzten Stadien im Inneren des Ganglions zur Differenzierung der centralen Punktsubstanz und einer peripheren Ganglionzellschicht gekommen ist, entstehen am Umfange des Ganglions die peripheren Nerven als unmittelbare Auswüchse desselben. Am frühesten erscheinen die oben erwähnten Seitennerven als röhrenförmige Ausstülpungen. Sie nehmen demnach in den vier Primärascidiozooiden ebenso wie in den Knospen eine Sonderstellung insofern ein, als die übrigen fadenförmig auswachsenden Nerven nie ein Lumen besitzen, ein Verhalten, welches sich auch im histologischen Bau der ausgebildeten Nerven noch ausspricht (vgl. oben S. 53). Diese Seitennerven werden, was Salensky ganz übersehen zu haben scheint, bei den Gestaltsveränderungen der Ascidiozooide mit nach der hinteren Dorsalseite des entwickelten Tieres verlagert und stellen das 8. Nervenpaar dar, welches die Mantelgefäße innerviert. Salensky, dem diese Mantelgefäßausstülpungen noch unbekannt sind, nennt sie Tentakel und deutet sie als Sinnesorgane, die den von Ussow und Bolles Lee bei Salpen beschriebenen homolog sein sollen; denn er findet an der Basis der Ektodermausstülpungen plattenartige Verbreiterungen der spindelförmigen Nervenzellen des 8. Paares.

Von den übrigen Nerven folgen wohl die stärkeren Stämme des 2., 3. und 5. Paares zunächst, während die feineren Stämme (4. und 6. Paar) erst allmählich auswachsen.

2. Die Peribranchialhöhlen.

Die Ascidiozooidenkette enthält bei ihrer Entstehung im Inneren drei vom Ektoderm umkleidete, parallel in der Richtung des Stolos ziehende Rohre als direkte Fortsetzungen der entsprechenden Organanlagen des Cyathozooids, nämlich das Darmrohr als mittleres und umfangreichstes und zu beiden Seiten desselben die sog. Peribranchialröhren (Textfig. 28 u. Taf. XI, Fig. 1). Während aber bei der beginnenden Einschnürung des Stolos das Darmrohr nur sanfte Einschnürungen erfährt, werden die Peribranchialröhren alsbald der Zahl der Ascidiozooide entsprechend an den Grenzen derselben vollständig in 4, bzw. 8 Peribranchialhöhlen abgeschnürt (Textfig. 29). In diesem Stadium lassen sich daher fünf Abschnitte der Peribranchialröhren konstatieren, von denen der erste dem Cyathozooid, die 4 folgenden den Ascidiozooiden angehören. Der dem Cyathozooid zukommende Teil wird jedoch später rückgebildet, während die den Ascidiozooiden gehörigen Peribranchialhöhlen unter Abflachung

der Wände nach unten wachsen und sich den stark verdickten seitlichen Wänden der primitiven Darmhöhle anlegen. Hier brechen sehr frühe schon, wenn die Ascidiozooidenkette eben erst ihre Linkskrümmung begonnen hat (vgl. Textfig. 29), die Kiemenspalten in der Reihenfolge von vorn nach hinten durch. Die Bildung geschieht derart, daß die entodermale Darmhöhlenwand eine Aussackung gegen die Wand der Peribranchialhöhle richtet und mit dieser verlötet, worauf im Grunde dieser Aussackung die Durchbrechung erfolgt. Demnach übertrifft der entodermale Anteil bei der Bildung der Kiemenspalten den von den Peribranchialröhren stammenden ektodermalen bedeutend; denn die im Querschnitt etwa viereckigen Blutbahnröhren zwischen den Kiemenspalten (vgl. Textfig. 17, S. 86) bestehen folglich nicht nur an ihrer Innenfläche, sondern auch an den den Spalten zugekehrten Flächen aus Entoderm, während nur die Außenseite der ektodermalen Wand der Peribranchialhöhlen angehört. Die rundlichen Perforationen wachsen rasch zu den langgestreckten, für *Pyrosoma* charakteristischen Kiemenspalten aus. Die definitive Gestaltung erhält der Kiemenkorb jedoch erst relativ spät durch die Bildung der „Quergefäße“, welche als gegen den Kiemendarm gerichtete Falten oder Ausstülpungen der Darmwand entstehen und senkrecht zu den Kiemenspalten in die Länge wachsen.

Die Peribranchialhöhlen vergrößern sich während der Entwicklung der Kiemenspalten besonders nach unten, wo je ein Divertikel in der Gegend der ersten Kiemenspalte bis unter die Darmhöhle sich vorschiebt, worauf schließlich beide Räume miteinander in Kommunikation treten und die Cloakenhöhle des Ascidiozooids bilden, lange bevor eine Cloakenöffnung angelegt wird.

3. Die Darmhöhle und ihre Derivate.

a) Der Darmkanal.

Die Darmhöhle der Ascidiozooide stellt die Fortsetzung des mütterlichen Gastralraumes dar. Beide Höhlen unterscheiden sich aber von Anfang an dadurch, daß die Dorsalwand der Darmanlage des Cyathozooids nur im untern (hintern) Teile und nur vorübergehend eine mediane Einfaltung, eine Endostylanlage besitzt, während die Darmhöhle der Ascidiozooide eben als Fortsetzung dieses hinteren Teils der mütterlichen Darmanlage an ihrer ganzen Oberseite die Anlage der Endostylrinne erkennen läßt. Bei der Einschnürung des Stolos und der weiteren Ausbildung der Ascidiozooidenkette erfolgt keine völlige Durchschnürung, es bleibt vielmehr zwischen den einzelnen Ascidiozooiden ein verbindender Kanal bis in die letzten Stadien der Entwicklung bestehen (Taf. X, Fig. 3 u. 4). Er erscheint erst rückgebildet, wenn die ausgebildeten Ascidiozooide ihre definitive strahlige Anordnung eingenommen haben. An der Stelle, wo der Verbindungsstrang aus dem Körper des Ascidiozooids austrat und zum

nächstfolgenden hinüberzog (hinter dem Endostyl), entsteht später nicht nur der Stolo, sondern der Rest des Verbindungsstranges selbst tritt hier als sogenannter Endostylfortsatz in den Stolo ein.

Aus der primitiven Darmhöhle der Ascidiozooide geht zunächst nur der respiratorische Abschnitt, der Kiemendarm mit den Kiemenspalten an den seitlichen Wänden, und der Endostyl an der oberen Wand hervor. Die Anlage des eigentlichen Darmkanals findet sich auch schon frühe in Gestalt zweier über die ganze Länge der Darmhöhle verlaufender lateraler, blindsackartiger Ausstülpungen von Hufeisenform (Taf. XI, Fig. 5). Durch die nach unten vordringenden Peribranchialröhren werden die beiden Divertikel einander genähert. Der vordere Teil des linken Schenkels sondert sich zuerst vom Entoderm ab und stellt, blind endigend, nach Salensky die Anlage des Hinterdarms dar, während der rechte Schenkel sich zum Ösophagus und Magen entwickelt (Taf. XI, Fig. 3). Das blindgeschlossene Ende des linken Schenkels verlötet mit der Wand der linken Peribranchialhöhle und bricht als After später in die Cloakalhöhle durch; die Ausstülpungsöffnung des rechten Schenkels aus dem Kiemendarm bildet sich zur Mundöffnung (Ösophagusmündung) um. Bald darauf entsteht auch als Ausstülpung der gegen den Enddarm gekehrten Wand des Hinterdarms die darmumspinnende Drüse.

b) Der Endostyl.

Die primitive Endostylrinne nimmt, wie erwähnt, den medianen Teil der oberen Darmhöhlenwand aller 4 Ascidiozooide ursprünglich in ganzer Länge ein. Später aber wird diese Organanlage nach hinten verschoben (vgl. Textfig. 30) und wandelt sich in den definitiven Endostyl um. Ursprünglich stellt das Organ eine einfache tief in die Darmhöhle vorspringende Einfaltung der oberen Darmwand mit stark verdickten Seitenwänden dar (Taf. XI, Fig. 5). Auf späteren Stadien erscheint diese primitive Anlage nicht nur abgeflacht, sondern sogar mit flachem Boden nach außen vorspringend (Taf. XI, Fig. 3). Der Boden entspricht der mittleren Rinne des definitiven Endostyls. Nunmehr entstehen zu beiden Seiten der primitiven Rinne zwei rinnenförmige Einfaltungen gegen das Darmlumen, die ebenfalls aus stark verdicktem Epithel bestehen. Während in diesen Stadien die Endostylfalten den größten Teil der oberen Wand der pharyngealen Höhle einnehmen, treten sie später, da sie gegenüber anderen Organen im Wachstum zurückbleiben, nur noch in Form eines schmalen Streifens auf. Die weitere Umbildung der Falten in die Zellwülste des definitiven Endostyls soll unten bei der Knospung genauer verfolgt werden. Daß der hinterste, blindsackförmig geschlossene Abschnitt des Endostyls sich zum sog. Endostylfortsatz auswächst, und, wenn das junge Ascidiozooid sich zur Knospung anschickt, in den Stolo eintritt, wurde schon hervorgehoben.

c) Das Diapharyngealband.

Zu den Differenzierungen der Darmhöhlenwand zählt auch eine bereits von Huxley (1860) als Diapharyngealband bezeichnete eigentümliche Bildung. Sie entsteht dadurch, daß sich die zwischen Endostyl und Ganglion gelegene Partie der oberen Darmwand zunächst rinnenförmig nach innen einfaltet, worauf die Ränder der Rinne auf eine mittlere Strecke miteinander verwachsen (Taf. XI, Fig. 6). So kommt ein von der Nervenanlage zum Anfang des Endostyls frei durch die Pharyngealhöhle verlaufendes Rohr zustande (Taf. XI, Fig. 4), durch welches das gesamte, von vorn nach hinten zirkulierende Blut strömt, weshalb die Bildung von Salensky als pharyngealer Blutsinus bezeichnet wird.

Die physiologische Bedeutung erscheint zweifellos. Durch die Verlötung der pharyngealen Wand mit dem Ektoderm an der Stelle der später auftretenden Ingestionsöffnung wird die Kommunikation des unteren (subintestinalen) mit dem oberen (supraintestinalen) Blutsinus zum größten Teil aufgehoben. Das Diapharyngealband führt nun das Blut an der verlöteten Stelle vorüber.

Morphologisch hat dieses Organ große Ähnlichkeit mit der Salpenkieme, mit welcher Salensky es homologisieren möchte, obschon sich die topographischen Beziehungen beider Organe nicht ohne weiteres vergleichen lassen. Außerdem ist das Diapharyngealband eine vorübergehende Einrichtung. Nach dem Durchbruch der Ingestionsöffnung wird es rückgebildet.

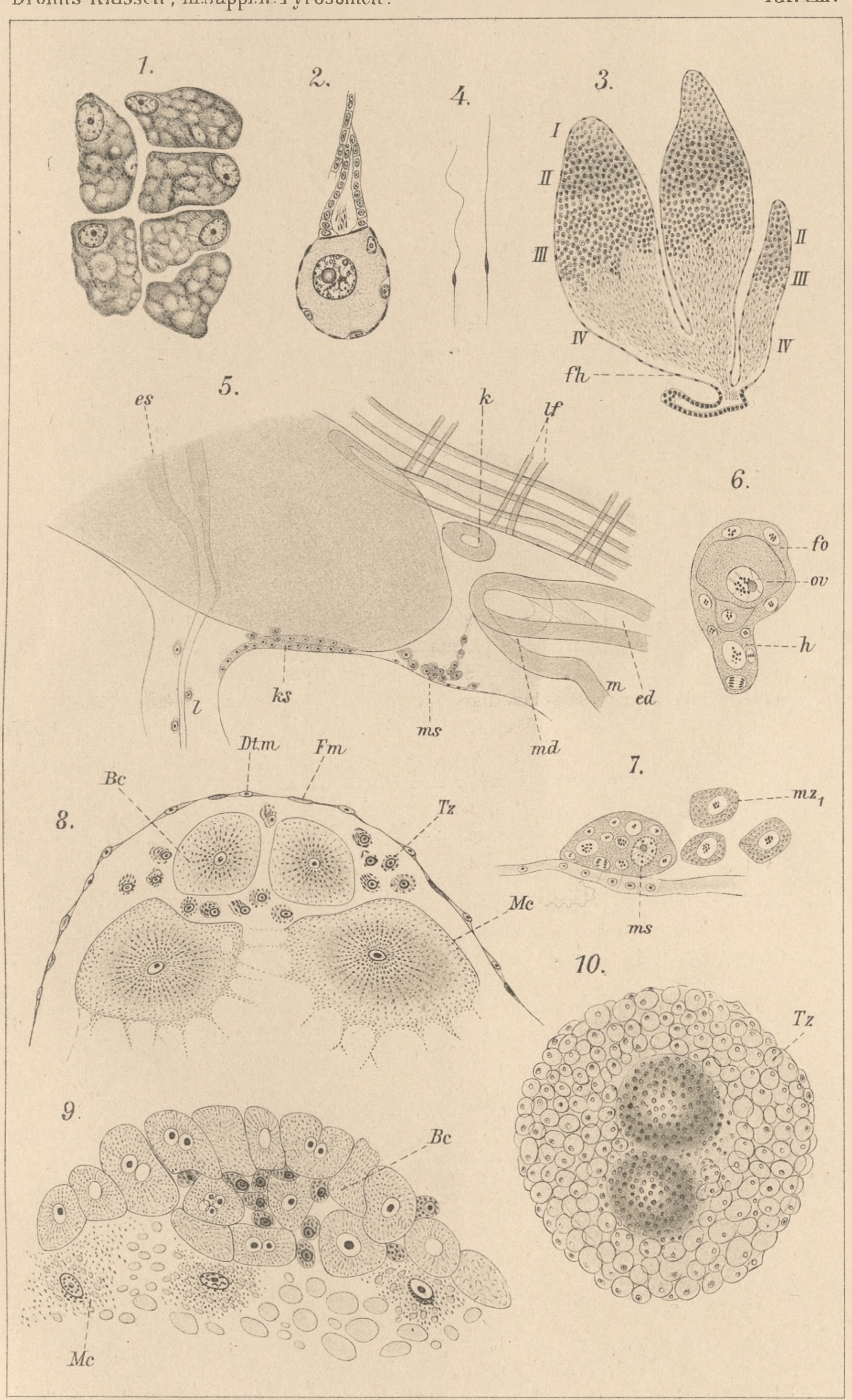
d) Die Ingestionsöffnung.

Während die cloakale Öffnung erst nach dem Ausschlüpfen der Viererkolonie entsteht, bildet sich die Ingestionsöffnung etwa gleichzeitig mit dem Diapharyngealband. An der Stelle der späteren Mundöffnung erscheint nach Salensky zuerst eine plattenförmige Ektodermverdickung (Taf. XI, Fig. 6 Ing.), deren mittlerer Teil sich bald nach innen stülpt und in die pharyngeale Höhle durchbricht. In die derart gebildete Öffnung wächst nun die anliegende Darmhöhlenwand in Form eines hohlen Zapfens hinein, welcher die Öffnung von innen auskleidet (Taf. XI, Fig. 4). Demnach bestehen die Wände der Ingestionseinstülpung aus zwei ineinander geschachtelten Röhren, von denen die innere entodermale das Lumen der Ingestionseinstülpung vollständig umkleidet, die äußere vom Ektoderm gebildete nur die Mündung, die Ingestionsöffnung selbst, begrenzt. Alsbald hebt auch die Bildung der Mundkrause (vgl. oben S. 38) oder Mundklappe an, wie Salensky sie nennt, und zwar in Form einer vom Rande her gegen die Ingestionsöffnung vorspringenden verdickten Entodermfalte, die an einer Stelle, dem Endostyl gegenüber, sich zu dem kegelförmigen hohlen und darum blutführenden Ventraltentakel auswächst.

Erklärung von Tafel VIII.

Fig.

1. Teil eines Leuchtorganes von *P. giganteum*. 1 : 750.
2. Ovar mit reifem Ei. 1 : 150.
3. Lateraler Längsschnitt durch drei Hodenlappen. (Nach Seeliger) 1 : 95 *I* = Ursamenzellen, *II* = Samenmutterzellen, *III* = Samentochterzellen, *IV* = Spermatiden und Spermatozoen.
4. Spermatozoon (Nach Keferstein und Ehlers) 1 : 260.
5. Ventrales Hinterende eines der vier ersten Ascidiozooide einer $1^3/_4$ mm langen Kolonie. (Nach Seeliger) 1 : 145. *e* = Eläoblast; *ks* = Keimstrang des Stolos; *ms* = mesodermale Zellengruppe, aus welcher der Zwitterapparat entsteht.
6. Längsschnitt durch den Zwitterapparat eines jungen Ascidiozooids. (Nach Seeliger) 1 : 760. *fo* = Follikel des Ovariums; *h* = Hodenanlage; *ov* = Ei.
7. Anlage des Zwitterapparates eines Ascidiozooids einer jungen 2 mm langen, eben geborenen Kolonie. (Nach Seeliger) 1 : 760. *ms* = mesodermale Zellengruppe, aus welcher der Zwitterapparat entsteht, mz_1 = Mesenchymzellen mit reicher Einlagerung von Dotterkörnern = Salenskys Kalymmocyten.
8. Querschnitt durch das achtzellige Stadium einer Blastodermscheibe. (Nach Korotneff) 1 : 220. *Bc* = Blastocyten; *Dt.m* = Dottermembran; *F.m* = Follikelmembran; *Uc* = Merocyten; *Tz* = Testazellen.
9. Querschnitt durch eine ältere Blastodermscheibe. Die Merocysten sind in den Dotter gelangt. (Nach Korotneff) 1 : 220. *Bc* = Blastocyten; *Mc* = Merocyten.
10. Blastodermscheibe, hat vor ihrer Auflösung zwei Buckel gebildet. (Nach Korotneff) 1 : 180. *T.z* = Testazellen.



C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E.A. Funke Leipzig.

Erklärung von Tafel IX.

Fig.

1. Längsschnitt einer Keimscheibe, an der schon drei Schichten unterscheidbar sind, und die Gastralhöhe angelegt ist. 1 : 300. *ect* = Ektoderm; *end* = Entoderm; *gr* = Gastralraum; *msend* = Meso-Entoderm.
2. Bildung der Keimscheibe nach der Auflösung der Blastodermscheibe. 1 : 300. *km* = Keimscheibe.
3. Eine Keimscheibe mit Mesoderm und Nervensystem. 1 : 300. *N* = Nervensystem; *ms* = Mesoderm.
4. Querschnitt einer Keimscheibe. Das Mesoderm zeigt nur rechts ein Cölom. 1 : 300 *end* = Entoderm.
5. Querschnitt durch eine Keimscheibe mit Peribranchialröhren (*Pbr*); Pericardialstrang (*p.crc*) und Endostylanlage (*en*). 1 : 300.
6. Schnitt durch eine Keimscheibe mit vollentwickeltem Cölom. 1 : 300.
7. Querschnitt durch eine Keimscheibe. 1 : 300. *en* = Endostylanlage; *ect* = Ektoderm; *g* = Gastralraum; *Mc* = Merocyten; *Pbr* = Peribranchialrohr; *p.crb* = Pericardialblase; *z* = Zellen, welche die Keimscheibe ringförmig umgeben.

Sämtliche Figuren nach Korotneff.

1. ect, ms.end, gr, end

2. Km

3. ms, N

4. end, ms

5. en, Pbr, p.crc.

6. Coe, ect

7. Pbr, en, ect, p.crb., g, Mc, z

C. F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

C. F. Winter'sche Verlagshandlung / Leipzig

Metzger & Wittig, Leipzig.